



# OPAS GENEETTISEEN MONIMUOTOISUUTEEN

ESIMERKKEJÄ  
SUOMEN LUONNOSTA



# **Opas geneettiseen monimuotoisuuteen – Esimerkkejä Suomen luonnosta**

2019

ISBN 978-951-51-5185-8

© Tekijät, Luonnontieteellinen keskusmuseo LUOMUS, Oulun yliopisto

## **Kirjoittajat:**

Jarkko, Riikka<sup>1,2</sup>; Juslén, Aino<sup>1</sup>; Kekkonen, Mari<sup>1</sup> & Aspi, Jouni<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Luonnontieteellinen keskusmuseo LUOMUS, Helsingin yliopisto <sup>2</sup> Oulun yliopisto

## **Kannen kuvat:**

Susi ja korpit Niko Pekonen / Vastavalo  
DNA-kaksoiskierre Istock

## **Ulkoasu:**

Mari Pihlajaniemi

Hankkeeseen on saatu Maj ja Thor Nesslingin säätiön rahoitus.

# Sisältö

1. Johdanto ja oppaan tarkoitus	4
2. Geneettinen monimuotoisuus ja sen merkitys	6
2.1. Geneettisen monimuotoisuuden peruskäsitteitä	6
2.2. Geneettinen monimuotoisuus populaatioiden sisällä	9
2.3. Geneettistä monimuotoisuutta luovat, muokkaavat ja ylläpitävät prosessit	10
2.4. Geneettinen rakenne	13
2.5. Geneettisen monimuotoisuuden vaikutuksia eliöyhteisöissä	14
3. Menetelmiä geneettisen monimuotoisuuden tutkimiseen	16
3.1. Allotsyymit	17
3.3. PCR-pohjaiset markkerit	18
3.4. DNA-sekvenssin polymorfismi	18
3.5. DNA-viivakoodaus	21
4. Geneettisen monimuotoisuuden väheneminen	22
4.1. Sukusiitos	23
4.2. Sukusiitos ja geneettisen monimuotoisuuden suojeleminen	25
4.3. Risteytyminen	29
4.4. Vieraslajit	30
4.5. Risteyttäminen geneettisen monimuotoisuuden suojeleminen	31
4.6. Metsästyksen ja kalastuksen vaikutus geneettiseen monimuotoisuuteen	33
5. Geneettinen monimuotoisuus ja ilmastonmuutos	37
5.1. Paikallisten sopeutumien merkitys sopeutumisessa ympäristömuutoksiin	37
5.2. Geneettisen monimuotoisuuden suojeleminen ja ilmastonmuutos	39
6. Etäsuojelu ja geneettinen monimuotoisuus	41
7. Suomen lajisto ja geneettinen monimuotoisuus	43
7.1. Suomalaisen lajiston erityispiirteet	43
7.2. Geneettiseen monimuotoisuuteen liittyvää tutkimustietoa Suomen lajistosta	45
7.2.1. Nisäkkäät	45
7.2.2. Linnut	50
7.2.3. Säugettimet ja matelijat	53
7.2.4. Kalat	53
7.2.5. Selkärangattomat	55
7.2.6. Kasvit	56
8. Yhteenveto	59
Geneettisten suojelutoimenpiteiden suunnittelu ja toteutus käytännössä	60
Geneettinen monimuotoisuus ja ilmastonmuutos	61
9. Kiitokset	62
10. Käsitteet	63
11. Kirjallisuus	70



# 1. Johdanto

## ja oppaan tarkoitus

Biologista monimuotoisuutta koskeva yleissopimus eli Biodiversiteettisopimus (Convention on Biological Diversity, CBD) ja Kansainvälinen luonnonsuojeluliitto (International Union for Conservation of Nature, IUCN) määrittelevät luonnon monimuotoisuudelle kolme tasoa: laji-, ekosysteemi- ja geneettisen tason. Ne muodostavat yhtenäisen kokonaisuuden, ja monimuotoisuuden säilyttämiseksi tulee kiinnittää huomiota kaikkiin tasoihin. Geneettisellä monimuotoisuudella tarkoitetaan erityisesti lajien ja niiden populaatioiden perinnöllistä muuntelua. Riittävä muuntelu on edellytys lajin sopeutumiselle muuttuviin olosuhteisiin. Erityisesti uhanalaiset lajit sekä pienet populaatiot ovat vaarassa hävitä, mikäli geneettistä monimuotoisuutta menetetään liikaa. Lisäksi ilmastonmuutos tuo monimuotoisuuden suojeluun merkittäviä haasteita ja korostaa entisestään tarvetta kiinnittää huomiota kaikkiin monimuotoisuuden tasoihin.

Genetiikan ja populaatiogenetiikan tutkimustuloksia ei ole useinkaan pystytty huomioimaan käytännön suojelutyössä. Yksi syy tähän on se, että geneettisen monimuotoisuuden huomioiminen osana luonnonsuojelua vaatii tarkkoja ja kohdennettuja ohjeistuksia, joita ei ole kattavasti tarjolla. Populaatioiden muuntelun määrästä ja erilaistumisesta suhteessa toisiinsa on niukasti tietoa. Kansainvälisesti tunnetaan kuitenkin useita esimerkkejä, joissa onnistuneiden toimenpiteiden avulla on pystytty estämään geneettisistä ongelmista kärsivien populaatioiden häviäminen.

Opas on laadittu tukemaan monimuotoisuuden säilyttämiseen tähtäävää työtä eri sektoreilla.

Alkuosassa on avattu geneettiseen monimuotoisuuteen liittyviä käsitteitä ja menetelmiä perusteista alkaen sekä kuvattu millaisia vaikutuksia geneettisen monimuotoisuuden vähenemisellä on erityisesti populaatiotasolla. Loppuosan Suomen lajistoa käsittelevät tutkimustulokset kertovat erityisesti geneettisen monimuotoisuuden jakautumisesta maantieteellisesti.

Opas perustuu kirjallisuuskatsaukseen, jossa on käyty läpi tieteellisiä julkaisusarjoja, alan kirjoja sekä vaikeammin saatavilla olevaa kirjallisuutta kuten opinnäytetöitä ja raportteja. Luettavuuden säilyttämiseksi kirjallisuus on lueteltu kunkin luvun jälkeen ilman viittauksia tekstin seassa.

Julkaisussa ei pääsääntöisesti käsitellä alkutuotannossa, maa-, metsä-, puutarha- ja kalataloudessa hyödynnettävien eliölajien geneettistä monimuotoisuutta. Niiden tutkimusta ja suojelua ylläpidetään Suomessa lakisääteisellä geenivaratyöllä, jota ohjaa maa- ja metsätalousministeriön asettama Geenivaraneuvottelukunta ja näiden lajien geneettisestä monimuotoisuudesta on saatavilla laajasti tietoa myös suomeksi ja kansalliset geenivaraohjelmat julkaisevat muun muassa GeeniVarat -tiedotuslehteä.

Suomessa arvioidaan säännöllisesti lajien uhanalaisuutta, mutta geneettisen monimuotoisuuden vähenemiseen liittyvät haasteet näkyvät vain välillisesti lajien uhanalaisuusluokissa. Varsinaista geneettistä monimuotoisuutta Suomessa tai sen säilyttämiseen liittyviä erityispiirteitä ei arvioida säännöllisesti. Suomen luonnonvaraisten lajien geneettistä monimuotoisuutta on käsitelty laajemmassa mitataavassa viimeksi Suomen ympäristökeskuksen laatimassa valtakunnallisessa hankekartoituksessa 1997. Suomen arvokkaista geenivaroista on julkaistu raportti 2015 kansainvälisen geenivarojen saatavuuteen ja hyötyjenjakoon liittyvän sopimuksen eli Nagoyan pöytäkirjan solmimisen jälkeen. Raportti käsittelee maamme geenivaroja lainsäädännön näkökulmasta ja siinä esitellään myös joitakin luonnonpopulaatioita käsitteleviä tutkimuksia.

Ruotsissa julkaistiin kymmenen vuotta sitten alueellisen lajiston geneettistä monimuotoisuutta ja sitä uhkaavia prosesseja käsittelevä raportti. Euroopan unionin rahoittamassa ConGRESS-hankkeessa, jonka tavoitteena oli tarjota Euroopan laajuisesti tietoa ja työkaluja geneettisen monimuotoisuuden huomioimiseksi valmistui myös [suomenkielisiä aihepiiriin esittelymateriaaleja](#).





Kuva: Riikka Jarkko

## Lähteet

- Aitken & Whitlock 2013  
 Allendorf & Luikart 2007  
 Bouzat ym. 2009  
 Cook & Sgrò 2016  
 Fitzgerald ym. 2015  
 Frankham 2003  
 Frankham 2005  
 Frankham 2010  
 Frankham 2015  
 Frankham ym. 2010  
 Hoegh-Guldberg ym. 2008  
 Hughes ym. 2008  
 Johnson ym. 2010  
 Laikre 2010  
 Laikre ym. 2009  
 Laikre ym. 2016a  
 Lundqvist, Andersson & Lönn 2008  
 Valtioneuvoston periaatepätös Suomen luonnon monimuotoisuuden suojelun ja kestävän käytön strategiasta vuosiksi 2012–2020  
 Madsen ym. 1999  
 McNeely ym. 1990  
 Pamilo ym. 2007  
 Ralls ym. 2018  
 Rassi ym. 2010  
 Salonen 1997  
 Spielman ym. 2004  
 Weeks ym. 2011  
 Westemeier ym. 1998

# 2. Geneettinen monimuotoisuus ja sen merkitys

Monet lajit elävät laajoilla alueilla, mutta vain osa saman lajin yksilöistä on vuorovaikutuksessa toisensa kanssa. Näitä paikallisia saman lajin yksilöiden muodostamia kokonaisuuksia kutsutaan populaatioiksi. Saman populaation yksilöt voivat näyttää samanlaisilta, mutta tarkempi tarkastelu paljastaa, että yksilöt ovat ainutlaatuisia ulkomuotonsa ja käyttäytymisensä osalta sekä perimänsä suhteen. Kunkin populaation geneettinen monimuotoisuus koostuu sen yksilöiden välisistä perinnöllisistä eroista eli geneettisestä muuntelusta. Monet prosessit, kuten luonnonvalinta, mutaatiot ja yksilöiden muuttoliike ja sen seurauksena syntyvä geenivirta, vaikuttavat yksilöiden perimään ja niiden seurauksena populaatioiden geneettinen koostumus muokkautuu jatkuvasti.

## 2.1. Geneettisen monimuotoisuuden peruskäsitteitä

Jokaisen yksilön perimä on muodostunut deoksiribonukleiinihaposta eli DNA:sta, joka sijaitsee eläin- ja sienisoluihin tumassa sekä mitokondrioissa (kasvisoluissa näiden lisäksi myös kloroplasteissa eli viherhiukkasissa). Tämän DNA on pakkautuneena kromosomeihin. Kromosomien lukumäärä vaihtelee lajien välillä ja lisäksi kokonaisia kromosomistoja voi olla yhdestä useampaan. Esimerkiksi ihmisellä on 23 erilaista kromosomia ja kaksi kromosomistoa (diploidinen kromosomisto) eli jokaista yksittäistä kromosomia on kaksi kappaletta. Koska ihminen lisääntyy suvullisesti, jokaisessa ihmisen



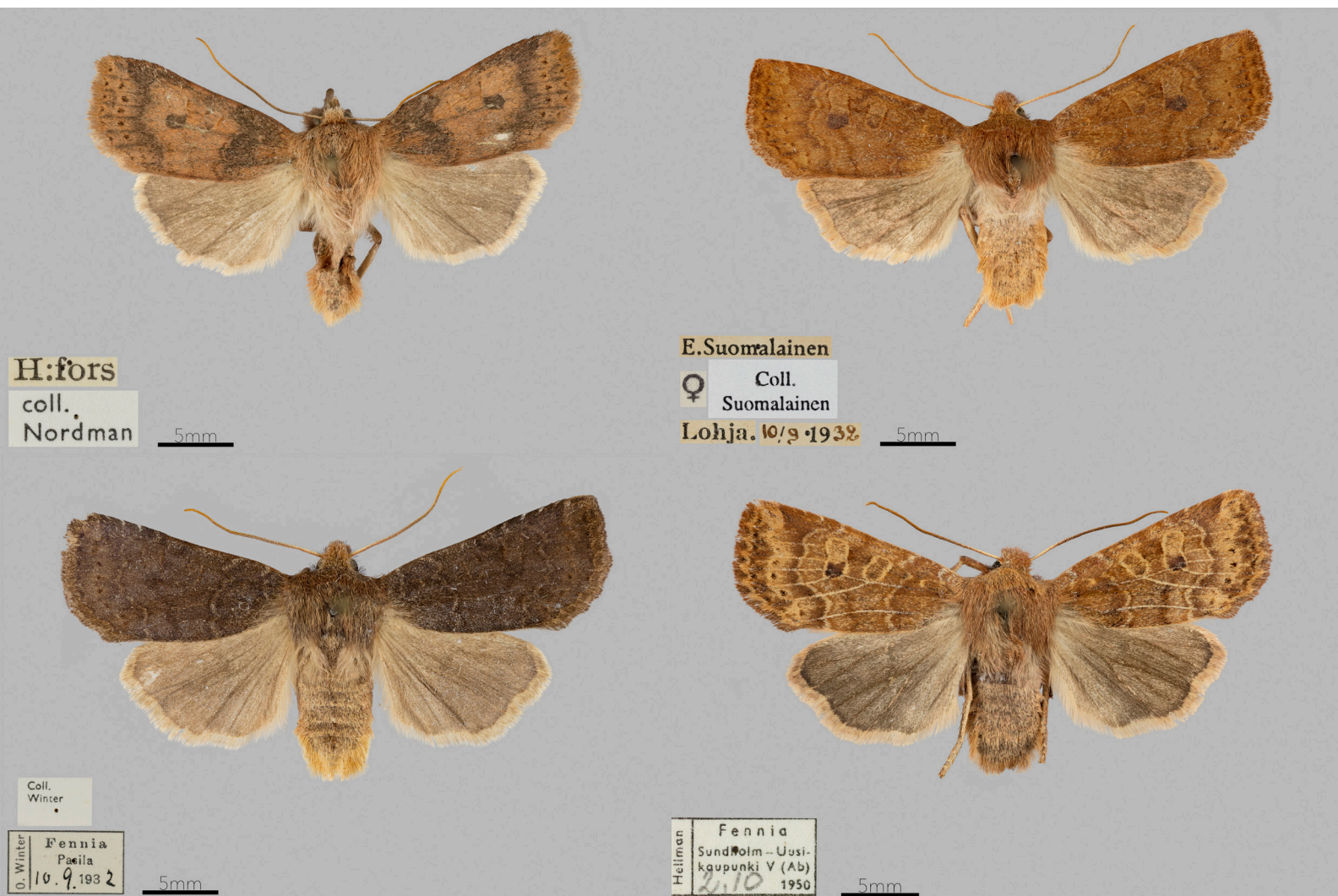
sukusolussa on vain yksi kromosomisto (haploidinen kromosomisto), joka hedelmöityksessä yhdistyy toisen sukusolun kromosomistoon, palaten takaisin diploidiseen muotoon. Lisääntymisjärjestelmiä on useammanlaisia, esimerkiksi kaikki pistiäiset ovat haplodiploideja eli naarailla on kaksi kromosomistoa kuten ihmisilläkin, mutta koirilla vain yksi äidiltä saatu.

DNA sisältää toiminnallisia jaksoja, geenejä, jotka ovat perimän olennaisimpia yksiköitä ja määrittelevät yksilön perinnölliset ominaisuudet. Kunkin geenin vaihtoehtoisia muotoja kutsutaan alleeleiksi. Esimerkiksi kukan väriä säätelevän geenin yksi alleeli voi tuottaa violetin kukan ja toinen alleeli valkoisen. Jokaisella geenillä on tietty kohta tietysässä kromosomissa (lokus). Koska geenit sijaitsevat omissa paikoissaan kussakin kromosomissa, jokaisella yksilöllä on yhtä monta versiota kustakin geenistä kuin sillä on kromosomistoja. Ihmisellä on siis jokainen geeni kahtena versiona, kun taas vaikkapa haploidilla muurahaiskoiraalla on jokaista geeniä vain yksi kappale. Suvullisesti lisääntyvillä diploideilla lajeilla jokaisen yksilön geenien toinen versio on peräisin äidiltä ja toinen isältä.

Kunkin yksilön tietyn geenin alleelit voivat olla joko

Itämeressä tavattavien leväsiirujen (*Idotea balthica*) väriytyksessä on hyvin yksilöllistä. Väriytyksen muodostumiseen vaikuttavat yhdessä geneettinen muuntelu sekä yksilön asuttama elinympäristö ja olosuhteet. Kuva Risto Väinölä / Luomus.





Yksilöidenvälistä muuntelua puolukkapiiloyökkösellä (*Conistra vaccinii*). Kuvat Max Söderholm / Luomus.

samanlaiset tai erilaiset. Mikäli alleelit ovat samanlaiset, yksilö on homotsygoottinen kyseisen ominaisuuden suhteen. Alleelien ollessa erilaiset yksilö on heterotsygoottinen. Esimerkiksi kasvi, jolla on kaksi violetin kukan tuottavaa alleelia, on homotsygoottinen kukan värin suhteen, kun taas sellainen kasvi, jolla on sekä violetin että valkoisen kukan tuottavat alleelit, on heterotsygoottinen saman ominaisuuden suhteen. Alleeleista käytetään usein kirjainsymbolia, jolla ilmaistaan sitä, onko yksilö homotsygoottinen (esimerkiksi AA tai aa) vai heterotsygoottinen (Aa).

Alleelit ovat useimmiten joko dominoivia eli vallitsevia suhteessa toisiinsa (ilmaistaan isolla kirjaimella, esim. A) tai resessiivisiä eli peittyviä (ilmaistaan pienellä kirjaimella, esim. a). Esimerkiksi ihmisen ABO-veriryhmän määrittää yksi geeni, josta on kolme alleelia ( $I^A$ ,  $I^B$  ja i). Näistä kaksi ( $I^A$ ,  $I^B$ ) ovat vallitsevia suhteessa kolmanteen (i). Jos henkilön veriryhmä on o, hänellä täytyy olla kaksi peittyvää i-alleelia eli hän on homotsygoottinen veriryhmäalleelien suhteen. Jos taas henkilön veriryhmä on A,

hänellä voi olla joko kaksi  $I^A$ -alleelia (jolloin hän on homotsygootti) tai  $I^A$ - ja i-alleelit (hän on heterotsygootti).  $I^A$ - ja i-alleelien yhdistelmä tuottaa veriryhmän A, koska alleeli  $I^A$  on dominantti i-alleelin suhteen.

Ominaisuudet voivat olla myös kodominantteja, jolloin molempien alleelien vaikutus näkyy yksilössä. Esimerkiksi veriryhmäalleelit  $I^A$  ja  $I^B$  toimivat näin (molemmat alleelit ovat vallitsevia ja niiden yhdistelmä tuottaa veriryhmän AB). Toisena esimerkkinä on hirven (*Alces alces*) sarvien muodon säätely, josta vastaa pääosin yksi kodominantti alleelipari  $A^{cerv}$  ja  $A^{palm}$ . Hankosarviset hirvisonnit ovat genotyyppisesti  $A^{cerv}A^{cerv}$  homotsygootteja, lapiosarviset ovat  $A^{palm}A^{palm}$  homotsygootteja, ja heterotsygootit  $A^{cerv}A^{palm}$  ovat näiden kahden tyyppin välimuotoja. Osin genotyypin ilmentyminen (eli penetranssi) riippuu hirven iästä.

Yllä kuvatut esimerkit sisältävät ominaisuuksia, jotka ilmenevät yhden geenin alleelien perusteella ja ovat epäjatkuvia eli ns. joko-tai. Kaikki ominaisuudet





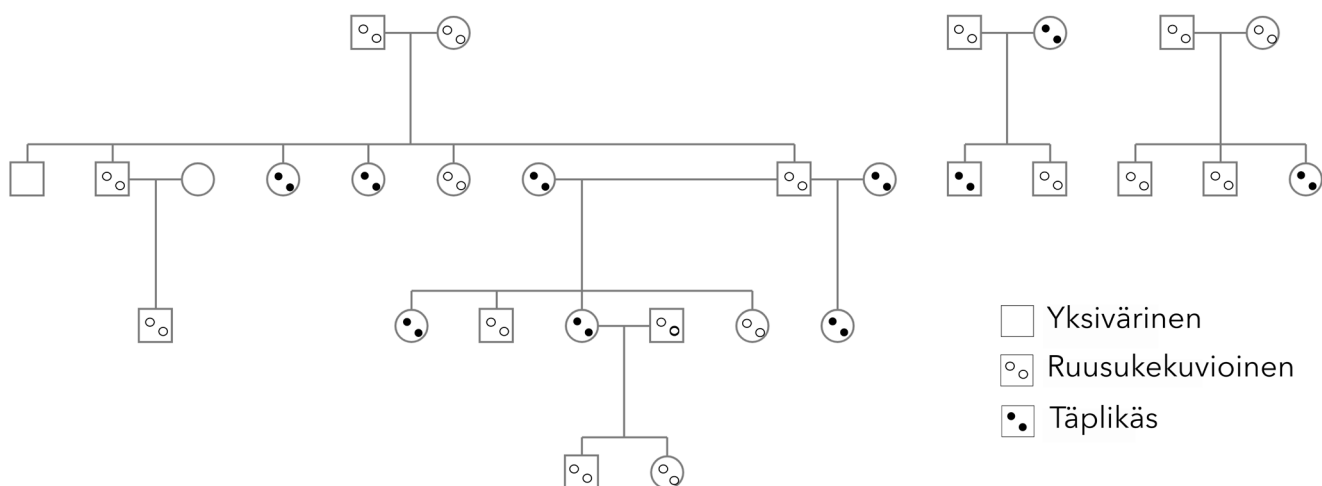
Lapio- ja hankosarviset hirvisonnit ovat genotyypiltään homotsygootteja. Kuva: Max Söderholm / Luomus.

det eivät kuitenkaan ole näin yksinkertaisia, vaan monia säätelevät useat geenit yhdessä (polygeeniset ominaisuudet). Tällaiset ominaisuudet ovat tyypillisesti kvantitatiivisia eli jatkuvia (ihmisellä esimerkiksi pituus, paino ja ihonväri).

Pelkän ulkomuodon perusteella on mahdotonta päätellä, onko vallitsevasti periytyvän ominaisuuden omaava yksilö homo- vai heterotsygootti, ja siksi on tarpeen erottaa toisistaan genotyyppi (yksilön alleelit) ja fenotyyppi (ilmiasu). Esimerkiksi henkilöillä, joista toisella on ABO-veriryhmien alleelit  $I^A$  ja  $i$  ja toisella  $I^A$  ja  $I^A$ , on sama fenotyyppi (veriryhmä A),

mutta eri genotyyppi. Sama genotyyppi ei myöskään aina tuota samanlaista fenotyyppiä, koska ympäristöllä on oma vaikutuksensa yksilön ulkomuotoon. Fenotyyppisen plastisuuden käsitteellä tarkoitetaan useimmiten johonkin genotyyppiin liittyvän fenotyypin muuntelua ympäristöolosuhteiden vaihtelun mukaan. Erityisesti monet kasvit voivat olla hyvinkin joustavia fenotyypiltään, koska ne eivät voi vaihtaa paikkaa ihanteellisemmän elinympäristön perässä. Esimerkiksi vesitattarella (*Persicaria amphibia*) lehtien muoto muuntelee hyvin laajasti kasvupaikan olosuhteiden mukaan. Reaktionormil-

(Euraasian) ilveksen (*Lynx lynx*) eläintarhapopulaation osittainen sukupuu, josta näkyy turkin kuvioinnin yhden lokuksen kodominanttien alleelien aiheuttama periytyminen (yksivärinen toinen homotsygootti, ruusukekuvioinen heterotsygootti ja täplikäs toinen homotsygootti). Tiedot Euraasian ilveksen kantakirjasta. Kuva: Jouni Aspi.





la kuvataan yhden genotyypin tuottaman ilmiö-  
jen sarjan muuntelua erilaisissa ympäristöissä. Jos  
reaktionormi on olematon, genotyyppi määrittää  
ilmiön yksinään (kuten kukkien värin tai veriryh-  
mien tapauksissa), kun taas laajan reaktionormin  
omaava ominaisuus voi muunnella paljonkin ympä-  
ristötekijöiden mukaan.

## 2.2. Geneettinen monimuotoisuus populaatioiden sisällä

Populaatiot koostuvat samalla alueella elävistä sa-  
man lajin yksilöistä, joilla on vähintään teoreettinen  
mahdollisuus lisääntyä toistensa kanssa. Populaati-  
ot ovat usein jakautuneet pienempiin osapopulaa-  
tioihin, joka johtuu tyypillisesti elinympäristön lai-  
kuittaisuudesta.

Populaation yksilöiden alleelit muodostavat popu-  
laation geenipoolin. Geenipoolin laajuus eli erilais-  
ten alleelien määrä populaatiossa sekä se, millaisiin  
genotyyppeihin nämä alleelit ovat järjestäytyneet  
yksilöissä (eli ovatko yksilöt homo- vai heterotsy-  
gootteja), kuvaavat geneettisen monimuotoisuuden  
määrää. Jos kaikilla populaation yksilöillä on sama

alleeli, eli ne ovat homotsygootteja tämän alleelin  
suhteen, kyseinen alleeli on fiksoitunut populaation  
geenipooliin. Usein yhtä geeniä kohden on kuiten-  
kin kaksi tai useampia alleeleja, joista jokaisella on  
oma suhteellinen osuutensa geenipoolista (alleeli-  
frekvenssi).

Kuvitellaan, että diploidissa kasvipopulaatiossa oli-  
si 50 yksilöä, joista kahdella yksilöllä on valkoiset  
kukat, ja koska valkoinen kukka on peittyvä omi-  
naisuus, ne ovat homotsygootteja (aa). Loput 48  
yksilöä ovat violettikukkaisia eli niillä on vallitseva  
alleeli (A), ja näistä 32 yksilöä on homotsygootteja  
(AA) ja 16 heterotsygootteja (Aa). Koska jokaisella  
yksilöllä on kaksi alleelia, populaation geenipooli  
sisältää yhteensä sata kukan värin määrittävää al-  
leelia ( $50 \times 2 = 100$ ) ja näistä 20 on alleelia (a) ja 80  
alleelia (A). Alleelin (a) suhteellinen osuus on siis  
 $20/100 = 0,2 = 20\%$  ja alleelin (A)  $80/100 = 0,8 = 80\%$ .  
Tämän kuvitteellisen kasvipopulaation geno-  
tyyppien osuudet ovat vastaavasti  $2/50 = 0,04 = 4\%$   
genotyyppille (aa),  $32/50 = 0,64 = 64\%$  genotyyppille  
(AA) ja  $16/50 = 0,32 = 32\%$  genotyyppille (Aa). Har-  
dy-Weinbergin yhtälöllä voidaan laskea genotyyppien  
lukumääräsuhteet teoreettiselle populaatiolle,  
jossa yksilöiden välinen lisääntyminen on satun-  
naista eikä populaatioon kohdistu mitään muutosta

Ilveksen turkin värimuodot suomalaisissa kokoelmayksilöissä: ruusukekuvioinen (rosetted), täplikäs (spotted) ja  
yksivärinen (uniform). Ilvesten värimuodoille tunnetaan vanhat kansanomaiset nimitykset, täplikäs "kissailves",  
ruusukekuvioinen "susi-ilves" ja yksivärinen "kettuilves", jolla on täpliä ainoastaan jaloissa.

Kuva: Max Söderholm / Luomus.





tuottavia mekanismeja kuten luonnonvalintaa. Hardy-Weinbergin tasapainotilannetta käytetään usein teoreettisena perustasona.

Populaatioiden geneettistä monimuotoisuutta voidaan tarkastella useilla muillakin tunnusluvuilla. Geneettinen polymorfismi kuvaa kunkin geenin alleelien monimuotoisuutta; geeni on polymorfinen, jos sillä on vähintään kaksi alleelia, joista harvinaisemman alleelin suhteellinen osuus on yli sovitun raja-arvon (useimmiten yli 1 % tai 5 %). Geneettistä polymorfismia hyödynnetään esimerkiksi osapopulaatioiden välisen muuttoliikkeen tutkimuksessa; osapopulaatioiden hyvin samankaltainen alleelikoostumus viittaa voimakkaaseen geenivirtaan osapopulaatioiden välillä. Toinen keskeinen muuttuja on populaation heterotsygotia-aste (H), jolla ilmaistaan sitä, kuinka paljon populaatiossa on heterotsygoottisia yksilöitä. Korkea heterotsygotia-aste kertoo korkeasta geneettisestä monimuotoisuudesta, kun taas matala heterotsygotia-aste viittaa päinvastaiseen. Heterotsygotia-asteeseen palataan sukusiitoksen yhteydessä (4.1). Luvussa 2.3 kuvataan tarkemmin prosesseja, jotka muokkaavat populaatioiden geneettistä monimuotoisuutta muuttamalla niiden alleelien runsaussuhteita.

## 2.3 Geneettistä monimuotoisuutta luovat, muokkaavat ja ylläpitävät prosessit

Populaatioiden geneettistä koostumusta muokkaa ennen kaikkea viisi prosessia: mutaatiot, satunnaisesta poikkeava lisääntyminen, geenivirta, geneettinen ajautuminen ja luonnonvalinta.

Evoluutiolla tarkoitetaan populaatioiden ja lajien muuttumista ajan kuluessa. Tämä prosessi on saanut aikaan valtavan elollisen luonnon monimuotoisuuden. Charles Darwin ja Alfred Russel Wallace nostivat klassisessa evoluutioteoriassa luonnonvalinnan erityiseksi evoluution mekanismiksi. Luonnonvalinnan teorian mukaan lajien yksilömäärällä on kyky kasvaa rajattomasti, mutta ne joutuvat kilpailemaan ympäristön rajallisista resursseista, kuten ravinnosta, elintilasta tai pesäpaikoista, muiden lajien ja oman lajin yksilöiden kanssa ja siksi vain osa kunkin sukupolven yksilöistä selviää hengissä ja lisääntyy. Seuraavaan sukupolveen siirtyy keskimäärin enemmän niiden yksilöiden ominaisuuksia, jotka ovat parhaiten sopeutuneet vallitseviin olosuhteisiin. Lisäksi parhaiten ympäristöönsä sopeutuneet yksilöt saavat keskimäärin enemmän jälke-

Sekä maalla että vedessä kasvava vesitatar on hyvä esimerkki fenotyyppisestä vaihtelusta. Maakasvin lehdet ovat lyhytruotisia ja karvaisia. Vesikasvin lehdet ovat pitkäruotisia ja lapa kelluva ja kalju. Maakasvi on 20–80 cm korkea, vesikasvi jopa yli 2 metriä pitkä. Kuvat: Jouko Rikkinen / Luomus





läisiä kuin heikommin sopeutuneet. Niillä yksilöillä, joiden jälkeläiset muodostavat keskimäärin suurimman osuuden seuraavasta sukupolvesta, sanotaan olevan korkein kelpoisuus. Tästä seuraa populaatioiden (pienemmässä mittakaavassa) ja lopulta kokonaisten lajien vähittäinen muuttuminen, kun sopeutumista edesauttavat ominaisuudet kumuloituvat ajan saatossa.

Klassinen esimerkki luonnonvalinnan toiminnasta on Galapagossaarilla elävän lintulajin nokan korkeuden muuntelu. Maasirkku (*Geospiza fortis*) käyttää ravintonaan siemeniä, jotka se murskaa vahvalla nokallaan. Kyseiset linnut suosivat pieniä siemeniä, jotka ovat helpompia murskata ja joita on paljon tarjolla runsassateisina vuosina. Kuivina vuosina sirkkujen on kuitenkin tyydyttävä käyttämään kaikenkokoisia siemeniä, koska pieniä siemeniä ei ole riittävästi ja sirkut joutuvat käyttämään enemmän voimaa siementen murskaamiseen. Maasirkkupopulaatiota on seurattu yli 20 vuotta ja kerätystä aikalasarjasta on havaittu yhteys nokan keskimääräisen korkeuden ja vuosittaisen sademäärän välillä; matalampi nokka on yleistynyt populaatiossa märkinä vuosina ja vastaavasti korkeampi kuivina. Tämä esimerkki kuvaa hyvin luonnonvalinnan vaihtelua; yhtenä vuonna optimaalinen nokka ei olekaan enää se paras toisenlaisena vuonna.

Yksilöiden menestyminen vaihtelee niiden ominaisuuksien lisäksi paljon sen mukaan, millaisessa elinympäristössä ja olosuhteissa yksilö elää. Perimän ja elinympäristöjen eroista seuraa erilaisia valinnan muotoja, jotka vaikuttavat ominaisuuksien ja niiden taustalla olevien geenien (alleelien) yleisyyteen populaatioissa. Tasapainottava valinta suosii populaation yksilöissä keskiarvoisinta tyyppiä, hajottava valinta suosii yksilöiden ääripäitä ja suuntaava valinta suosii elinympäristön kulloistenkin muutosten ja rajoitteiden perusteella tietynlaista tyyppiä.

Mutaatiot ovat DNA:ssa tapahtuvia satunnaisia muutoksia, jotka ovat ainoita täysin uutta geneettistä materiaalia tuottavia tapahtumia. Pienimmillään mutaatio on yhden emäksen korvautuminen toisella (eli pistemutaatio), mutta toisinaan muutokset voivat olla suuriakin, jos esimerkiksi pala kromosomia katoaa, kahdentuu, kääntyy tai siirtyy toiseen kromosomiin. Jokaisella populaatioon syntyvällä mutaatiolla on kaksi vaihtoehtoa: joko kadota populaation geenipoolista tai fiksoitua sinne ajan kuluessa. Neutraalin mutaation todennäköisyys säilyä populaatiossa on sama kuin sen alleelifrekvenssi. Geenien toimintaan vaikuttavat mutaatiot taas ovat valtaosin haitallisia ja poistuvat populaatiosta luonnonvalinnan toimesta. Joskus mutaatio voi kui-

tenkin tuoda kantajalleen valintaedun ja runsastua populaation geenipoolissa. Vain hieman haitallisten mutaatioiden säilymistä populaatiossa säätelevät sekä geneettinen satunnaisajautuminen (ks. alla) että luonnonvalinta. Suurissa populaatioissa ne ennen pitkää eliminoituvat luonnonvalinnan takia. Kun populaation koko laskee riittävän pieneksi lievästi haitalliset mutaatiot käyttäytyvät neutraalin tavoin ja niiden frekvenssi voi kasvaa suureksi tai ne voivat jopa fiksoitua. Vaikka mutaatiot ovat ainut täysin uutta muuntelua tuottava mekanismi, suurin osa suvullisesti lisääntyvien eläinten, kasvien ja sienten geneettisestä muuntelusta on peräisin rekombinaatiosta. Rekombinaatio tarkoittaa karkeasti vanhempien alleelien uudelleenjärjestelyä suvullisen lisääntymisen yhteydessä.

Hardy-Weinbergin tasapainotilanne vaatii satunnaista lisääntymistä populaation yksilöiden välillä, mutta tämä ei juuri koskaan toteudu luonnossa. Maantieteellisesti lähellä toisiaan elävät yksilöt ovat usein läheisempää sukua toisilleen ja yksilöt myös tyypillisesti valikoivat lisääntymiskumppaneitaan. Ne voivat esimerkiksi suosia itsensä kaltaisen fenotyypin omaavia yksilöitä. Lisäksi sukusiitos, tai itsesiitos sen äärimmäisenä muotona, aiheuttaa mikroevoluutiota, koska se lisää homotsygoottien genotyyppien osuutta geenipoolissa.

(Osa)populaatiot ovat ani harvoin täysin eristyksissä muista (osa)populaatioista, ja ne sekä saavat uusia alleleja että menettävät niitä geenivirran vuoksi. Geenivirta on seurausta lisääntyvien yksilöiden tai pelkkien sukusolujen joko aktiivisesta tai passiivisesta liikkumisesta populaatioiden välillä eli muuttoliikkeestä (migraatiosta). Dispersaaliksi kutsutaan jälkeläisten liikkumista pois vanhempiansa läheisyydestä ja siirtymistä elämään itsenäisesti uudelle elinalueelle. Muuttoliikkeen määrä ja suunta voivat vaihdella suuresti populaatioiden välillä (eli kuinka paljon populaatioon saapuu uusia yksilöitä ja kuinka paljon siitä lähtee yksilöitä pois).

Muuttoliike on erityisesti populaatioiden eroja vähentävä tekijä ja sen geneettisiin seurauksiin vaikuttavat populaatiossa elävien yksilöiden geneettinen koostumus, populaatioon muuttavien yksilöiden tuoma geneettinen muuntelu sekä näiden yhdistymisen seuraukset. Muuttoliike ja siitä seuraava geenivirta ylläpitävät geneettistä monimuotoisuutta ja samalla ne ehkäisevät monien haitallisten geneettisten prosessien kuten sukusiitoksen muodostumista. Vahva geenivirta saattaa myös joissain tilanteissa haitata populaation paikallisten sopeutumien säilymistä, mikäli populaatioon muuttavat yksilöt ovat sopeutuneet hyvin erilaisiin olosuhteisiin. Täl-

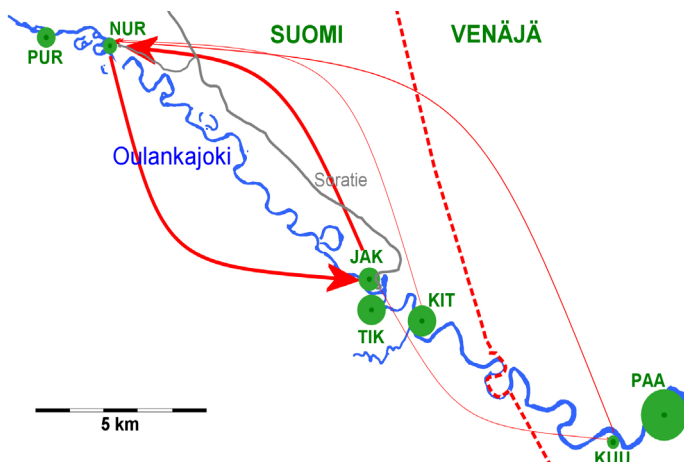
laisessa tilanteessa jälkeläiset eivät välttämättä peri niitä ominaisuuksia, jotka olisivat eduksi kyseisessä elinympäristössä. Elinympäristöjen pirstoutuminen heikentää yksilöiden mahdollisuuksia siirtyä uusille alueille tai kasvien tapauksessa siementen leviäminen vaikeutuu. Tällaisten eristäytyneiden eli iso-laatioissa olevien populaatioiden geneettinen monimuotoisuus saattaa heikentyä nopeasti geenivirran loppumisen seurauksena.

Suomessa esimerkiksi nuoret hömötiaiset (*Poecile montanus*) levittäytyvät aktiivisesti uusille alueille. Hömötiaisilla on ollut lisäksi Fennoskandian alueelle muuttoliikettä ja geenivirtaa pitkien matkojen päästä, joten geneettistä erilaistumista ei ole kaukaistenkaan populaatioiden välillä. Samoin lapintiaisella (*Poecile cinctus*) on Fennoskandian alueella niin paljon muuttoliikettä ja sen tuomaa geenivirtaa, että populaatio on säilynyt geneettisesti yhtenäisenä.

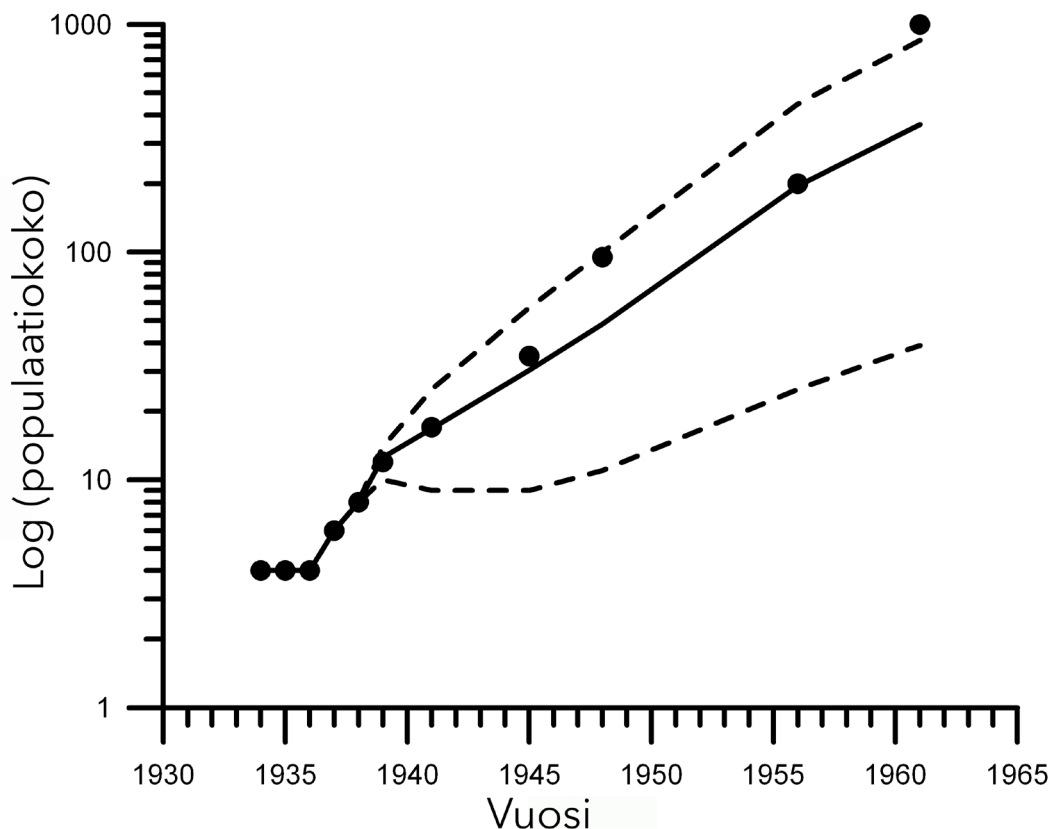
Populaatiokoolla ( $N$ ) ja erityisesti lisääntyvien yksilöiden määrällä eli tehollisen populaation koolla ( $N_e$ ) on suuri merkitys mikroevoluutiolle. Populaatiokoko kertoo yksilöiden todellisen määrän tutkimushetkellä. Populaatioissa on kuitenkin aina yksilöitä, jotka eivät iän tai muun syyn takia lisäänty. Tehollinen populaatiokoko onkin parempi mittari geneettisen monimuotoisuuden arvioinnissa. Te-

hollinen populaatiokoko on teoreettinen käsite, joka voidaan yksinkertaisesti määritellä niiden yksilöiden lukumääräksi, jotka tuottavat jälkeläisiä seuraavaan sukupolveen. Teholliseen populaatiokokoon vaikuttavat useat tekijät, kuten populaatiokoon vaihtelu, sukupuolten lukumääräsuhde tai vaihtelu jälkeläisten määrässä. Tehollista populaatiokokoa voidaan arvioida sekä demografisesta että geneettisestä aineistosta. Tehollinen populaatiokoko antaa osviittaa populaation elinvoimaisuudesta; pääsääntöisesti suurempi  $N_e$  yhdistyy korkeampaan geneettiseen monimuotoisuuteen ja populaation tehokkaampaan sopeutumispotentiaaliin.

Suuri, monimuotoinen populaatio tarjoaa luonnonvalinnalle paljon pelivaraa, tehostaa hyödyllisten alleelien yleistymistä geenipooliin ja parantaa populaation mahdollisuuksia sopeutua muuttuviin olosuhteisiin. Pienet populaatiot ovat sitä vastoin riskialttiimpia, koska luonnonvalinnalla ei ole yhtä paljon muuntelua, josta ammentaa. Lisäksi geneettinen ajautuminen vaikuttaa erityisesti pieniin populaatioihin. Geneettisellä ajautumisella tarkoitetaan pelkästään satunnaisista syistä populaatioissa tapahtuvia alleelifrekvenssien muutoksia. Geneettinen ajautuminen johtaa ennen pitkää alleelien fiksoitumiseen tai häviämiseen populaatiosta. Ajautuminen on voimakkaampaa pienissä kuin suurissa



Tataarikohokkien (*Silene tatarica*) todennettuja siirtymiä populaatiosta toiseen Oulankajoen varrella. Kuvassa ympyrän suuruus kuvaa populaation kokoa ja nuoliviivan paksuus siirtyneiden yksilöiden määrää. Kartta ja kuva: Jouni Aspi.



Valkohäntäkauriin aikuisten ja vasojen yksilömäärän kasvu (10-kantainen logaritminen asteikko) populaation syntymisen jälkeen. Pisteet kuvaavat kirjallisuudessa arvioituja populaation yksilömääriä. Yhtenäinen viiva kuvaa teoreettiseen yksilöpohjaiseen geneettiseen malliin perustuvia keskimääräisiä populaatiokokoja ja katkoviivat sen alemmaa (2,5) ja ylemmää (97,5) prosenttipistettä. Kuva: Piirretty uudelleen artikkeliin Kekkonen ym. 2012 pohjalta.

populaatioissa ja aiheuttaa populaatioiden erilaistumista toisistaan. Vaikka geneettisen ajautumisen merkitys populaatioiden kehitykselle suhteessa luonnonvalintaan on pääsääntöisesti kielteinen, on esitetty, että sillä saattaisi olla myös myönteisiä vaikutuksia, mutta aihe on varsin kiistelty.

Mikäli populaation koko laskee äkinäisesti hyvin alhaiseksi, muodostuu pullonkaulailmiö. Sen seurauksena geneettistä monimuotoisuutta usein menetetään sattuman vaikuttaessa vahvasti yksilöiden ja siten niiden kantamien alleelien selviytymisen todennäköisyyteen. Yksilömäärän vähentyessä heterotsygoottisuus tavallisesti harvinaistuu populaatiossa, erityisesti geneettisen ajautumisen takia. Esimerkkinä pullonkaulasta voidaan käyttää maamme luontaiseen lajistoon kuulumatonta valkohäntäkaurista (*Odocoileus virginianus*). Neljä lajin yksilöä

siirrettiin vuonna 1934 Yhdysvalloista Suomeen. Suomen valkohäntäkauriiden populaatiot ovat huolimatta rajusta pullonkaulasta ja eristäytymisestä kasvattaneet istutuksen jälkeen nopeasti kokoaan ja kannan heterotsygotia-aste on jokseenkin säilynyt, vaikka alleelien määrän onkin havaittu alentuneen.

## 2.4 Geneettinen rakenne

Geneettisellä rakenteella tarkoitetaan sitä, miten geneettisen muuntelun määrä jakautuu populaatioiden sisällä ja välillä. Geneettistä rakennetta kuvataan usein yhdysvaltalaisen populaatiogeneetikko Sewall Wrightin kehittämällä F-statistiikalla, jossa populaatioiden välistä erilaistumista kuvataan fik-



saatioindeksillä ( $F_{ST}$ ). Fiksaatioindeksi voidaan määritellä useilla tavoilla. Useimmiten se määritellään kahden samasta alapopulaatiosta satunnaisesti valitun alleelin korrelaatiota suhteessa koko populaation tai populaatioiden välisestä alleelifrekvenssierojen aiheuttaman geneettisen diversiteetin määräksi. Fiksaatioindeksi vaihtelee välillä 0-1. Fiksaatioindeksille on kehitetty useita sille sukua olevia vaihtoehtoisia populaatorakennetta kuvaavia indeksejä. Populaatioiden välistä erilaistumista estimoidaan molekulaarisesta aineistoista usein myös käyttäen molekulaarista varianssianalyysiä (Analysis of Molecular Variance; AMOVA), joka perustuu alleelifrekvenssien (tai genotyyppifrekvenssein dominanteilla alleleilla) hierarkkiseen varianssianalyysiin.

## 2.5 Geneettisen monimuotoisuuden vaikutuksia eliöyhteisöissä

Eliöyhteisössä eri lajien populaatiot elävät vuorovaihtuksessa toistensa kanssa, minkä vuoksi yksittäisten lajien geneettisellä monimuotoisuudella on esitetty olevan myös laajempi merkitys ekosysteemeissä. Geneettinen monimuotoisuus voi esimerkiksi vaikuttaa osaltaan eliöyhteisöjen toimintaan sekä niiden lajikoostumukseen ja -runsauteen. Useat tutkimukset antavat viitteitä siitä, että lajien lukumäärä ja yksilöiden perinnöllinen muuntelu yhteisössä voivat vahvistaa ja ylläpitää toisiaan. Esimerkiksi korkeapiiskujen (*Solidago altissima*) runsas geno-

tyyppinen monimuotoisuus vaikuttaa positiivisesti sitä ravintonaan käyttävien niveljalkaisten lajirunsauteen ja tämä vahvistaa samalla niveljalkaispetojen lajirunsautea. Yksittäisen lajin geneettinen monimuotoisuus voi näin ollen olla avainasemassa ylläpitämässä muiden lajien esiintymistä yhteisössä. Itämeressä elävän *Skeletonema marinoi* -piilevälajin geneettinen monimuotoisuus vaikuttaa positiivisesti moniin ekologisesti tärkeisiin prosesseihin kuten perustuotannon määrään ja sen vakauteen. Toisen Itämeren lajin, meriajokkaan (*Zostera marina*), geneettisellä monimuotoisuudella ei puolestaan ollut vaikutusta tuotannon määrään kokeellisessa tutkimuksessa, mutta yhteisöjen vakaus kuitenkin parani genotyyppisesti monimuotoisilla koelajoilla. Geneettisen monimuotoisuuden myönteiset vaikutukset eliöyhteisöihin eivät rajoitu akvaattisiin elinympäristöihin. Esimerkiksi joidenkin kotimaisten metsätammea (*Quercus robur*) ravintonaan käyttävien hyönteislajien yksilömäärän on havaittu olevan suoraan riippuvainen niiden ravintokasvin geneettisen monimuotoisuuden määrästä. Myös hunajamehiläisillä (*Apis*) on osoitettu kokeellisessa tutkimuksessa, että geneettisesti monimuotoisessa yhdyskunnassa tuotetaan enemmän jälkeläisiä verrattuna geneettisesti samankaltaisiin. Yhdyskuntien tuottavuudessa on suurta vaihtelua riippuen geneettisestä koostumuksesta. Geneettisen monimuotoisuuden ja lajirunsauteen yhteys ei kuitenkaan ole itsestäänselvyys, minkä vuoksi eliöyhteisöjen lajirunsautea ei tule suoraan arvioida geneettisen monimuotoisuuden perusteella tai päinvastoin.



Suomen  
hömötiaispopulaatioiden  
välillä ei ole havaittu  
geneettistä erilaistumista.  
Kuva: Petteri Lehikoinen /  
Luomus.

## Lähteet

- Aguilar ym. 2008  
Ahola ym. 2014  
Allendorf & Luikart 2007  
Allendorf ym. 2010  
Angeloni ym. 2012  
Aspi 2015  
Aspi ym. 2006  
Avisé 2010  
Barrett & Schluter 2007  
Booth & Grime 2003  
Brommer ym. 2015  
Bäckström 1948  
Casacci ym. 2014  
Crutsinger ym. 2006  
Darwin 1859  
Ebert ym. 2002  
Edmands 2002  
Ellstrand 1992  
Ellstrand & Elam 1993  
Excoffier ym. 1992  
Eyre-Walker & Keightley 2007  
Flather ym. 2011  
Frankham 1995  
Frankham 1996  
Frankham 2005  
Frankham 2010  
Frankham 2015  
Frankham ym. 2010  
Frankham ym. 2014  
Franklin & Frankham 1998  
Gaggiotti 2003  
Garant ym. 2007  
Grant & Grant 2002  
Hanski 1998  
Hanski ym. 1998  
Hartl & Clark 2007  
Hereford 2009  
Holsinger & Weir 2009  
Honnay & Jacquemyn 2007  
Hughes ym. 2008  
Huisman ym. 2016  
Jamieson & Allendorf 2012  
Jansson ym. 2012  
Johnson ym. 2006  
Kawecki & Ebert 2004  
Krebs 2001  
Kvist ym. 1998  
Lacy 1987  
Lacy 1997  
Lankau & Strauss 2007  
Lenormand 2002  
Lynch 2007  
Mattila & Seeley 2007  
Mayr 2001  
Meirmans & Hedrick 2011  
Merilaita 2001  
Moritz 1994  
Nyman ym. 2014  
Orell ym. 1999  
Ouborg ym. 2010  
Pamilo ym. 2007  
Pohjanmies ym. 2015  
Primmer 2009  
Pulliainen 1999  
Ralls ym. 2018  
Reed ym. 2003a  
Saccheri & Brakefield 2002  
Salemaa 1978  
Salo & Gustafsson 2016  
Salojärvi ym. 2017  
Schlichting 1986  
Schwartz ym. 2006  
Shaffer 1981  
Sjöqvist & Kremp 2016  
Slatkin 1987  
Taberlet ym. 2016  
Tallmon ym. 2004  
Thomas ym. 2013  
Tirri ym. 2001  
Traill ym. 2007  
Uimaniemi ym. 2003  
Valtonen ym. 2014  
Wallace 1858  
Weeks ym. 2011  
Whiteley ym. 2015  
Whitham ym. 2003  
Whitham ym. 2006  
Whitlock 2000  
Whitlock ym. 2003  
Young ym. 1996

# 3. Menetelmiä geneettisen monimuotoisuuden tutkimiseen

Luonnonsuojelugenetiikka on tieteenala, joka tutkii erilaisten geneettisten prosessien vaikutuksia uhanalaisissa luonnonpopulaatioissa hyödyntäen genetiikan menetelmiä, ja etsii ratkaisuja, joiden avulla lajeja ja populaatioita voidaan suojella näiden prosessien haitoilta. Genetiikan menetelmät ovat kehittyneet nopeasti viime vuosikymmenien aikana. Genetiikan avulla voidaan tunnistaa geneettisesti ainutlaatuisia populaatioita, joita tulisi käsitellä ja suojella itsenäisinä kokonaisuuksina eli evolutiivisesti merkittävinä yksiköinä.

Geneettistä monimuotoisuutta voidaan tutkia ja arvioida monella tasolla erilaisia menetelmiä hyödyntämällä, joista osaa esitellään seuraavissa osioissa. Geneettisen monimuotoisuuden arviointia varten tarvitaan DNA:ta tai proteiineja, joita voidaan kerätä luonnonpopulaatioista erilaisilla menetelmillä. Yleensä tutkimuksissa selvitetään tietyn populaation osalta sitä, kuinka paljon yksilöiden keskuudessa esiintyy heterotsygotiaa, miten erilaisten alleelien runsaudet vaihtelevat ja kuinka paljon alleeleja ylipäänsä populaatiossa on. Nämä parametrit kertovat geneettisen monimuotoisuuden määrästä ja samalla myös tehollisesta populaatiokoosta kyseisessä populaatiossa. Populaatioiden välisen muuntelun määrää tutkimalla selvitetään populaatiorakenteita.

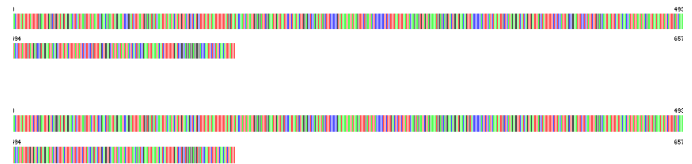
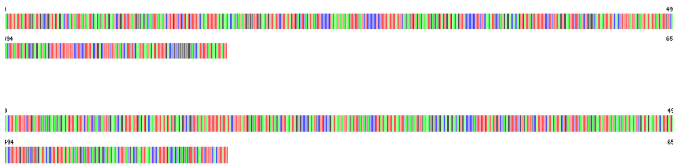
Geneettisen monimuotoisuuden arviointiin on vanhastaan käytetty erilaisia morfologisia, immunologisia tai sytologisia ominaisuuksia. 1960-luvulta lähtien niistä on siirrytty erilaisiin molekyyli­markkereihin tai geenimerkkeihin. Molekyyli­markkerilla tarkoitetaan helposti tyypitettävissä olevaa proteiini- tai DNA-sekvenssiä, jonka periytymistä on mahdollista seurata. Näitä voidaan tutkia sekä maternaalisesti periytyvien soluorganellien (kloroplastit, mitokondriot) tai tuman DNA:sta (autosomit ja sukupuolikromosomit). Erilaisia molekyyli­markkereita on kymmeniä ja niitä on esitelty useissa yhteenvedoissa, joissa niitä on luokiteltu eri tavoin. Seuraava yleisempien molekulaaristen markkereiden luokittelu perustuu lähinnä Groverin ja Sharman yhteen­vetoon.

Markkereiden esittelyssä on mukana myös jo pois yleisestä käytöstä jääneitä menetelmiä, koska näitä on käytetty Suomen eliöstön geneettistä monimuotoisuutta esittelevässä osassa. Usein käytettyjen geneettisten markkereiden oletetaan olevan valinnan kannalta neutraaleja, jolloin ne soveltuvat hyvin populaatioiden geneettisen monimuotoisuuden luonnehtimiseen ja geneettisen rakenteen selvittämiseen. Ne eivät mittaa useinkaan sopeutumisen ja luonnonvalinnan kannalta merkityksellistä muuntelua, vaikka kehityssuunta onkin sitä kohti, että merkityksellistä muuntelua voidaan tulevaisuudessa mitata suoraan geneistä.





Neljän kotimaisen kaaliperhosten heimon lajin, virnaperhosen (*Leptidea sinapis*), peltovirnaperhosen (*L. juvernica*), lanttuperhosen (*Pieris napi*) ja naurisperhosen (*P. rapae*), DNA-viivakoodit on sekvensoitu osana suomalaisiin lajeihin keskittyvää FinBOL-hanketta. Kuvat: Megan Swan / Centre for Biodiversity Genomics CC BY-NC-SA, Piia Partanen / Oulun yliopisto CC BY-NC-SA, lanttu- ja naurisperhoset FinBOL-hanke.



### 3.1 Allotsyymit

Allotsyymit olivat ensimmäisiä 1960-luvun lopulla kehitettyjä molekyyli-markkereita. Ne perustuvat entsyymien erilaisiin rakenteellisiin muotoihin, jotka ovat syntyneet niitä koodaavan DNA:n mutaatioiden aiheuttamista aminohappomuutoksista entsyymissä. Menetelmässä tutkittava näyte homogenoidaan ja sen erilaiset proteiini-muodot eli allotsyymit erotellaan toisistaan entsyymielektroforeesilla, jossa eri allotsyymit kulkevat sähkökentän erottelmana erilaisen kokonsa ja sähkövarauksensa vuoksi eri tavoin tärkkelys- tai polyakryyliamidigeelillä. Allotsyymit värjätään geelillä entsyymispesifisillä histokemiallisilla väriaineilla. Allotsyymien käyttö on ollut suhteellisen halpa ja tehokas menetelmä geneettisen monimuotoisuuden tutkimiseen ja sitä on käytetty aiemmin runsaasti. Allotsyymeillä ei kuitenkaan saada selville kaikkea DNA-tason muuttoa ja menetelmän käyttö populaatiogeneettisessä tutkimuksessa on korvautunut DNA-pohjaisilla menetelmillä.

### 3.2 Restriktioentsyymeihin perustuvat DNA-pohjaiset markkerit

Ensimmäiset DNA-pohjaiset menetelmät perustuvat restriktioentsyymeihin, jotka ovat bakteerien ja sienien tuottamia entsyymejä. Restriktioentsyymit katkaisevat DNA-juosteen kullekin entsyymille ominaisen 4–6 emäksen pituisen tunnistusjakson kohdalla (esim. CGTACG). 1980-luvun alussa kehitetty DNA:n katkoskirjo eli RFLP (restriction fragment length polymorphism) -tekniikassa käytetään yhtä tai useampaa restriktioentsyymiä tunnistamaan eroja DNA-sekvenssien välillä. Jo yhden emäksen mutaatio restriktioentsyymin tunnistusjaksossa estää DNA-juosteen katkaisemisen, ja johtaa yksilöiden väliseen muunteluun pilkkoutuneiden palasten koossa. Pituuserot määritetään palasten erilaisen kulkeutumisen perusteella elektroforeesissa itse DNA:n sekvenssiä määrittämättä. Menetelmää on käytetty paljon etenkin mitokondriaaliseen ja ribosomaaliseen DNA:han pohjautuvissa populaatiogeneettisissä ja fylogeografisissa tutkimuksissa,

mutta nykyisin tämä markkerityyppi on paljolti jäänyt pois käytöstä.

Toinen restriktioentsyymeihin perustuva markkerityyppi ovat minisatelliitit, joissa tutkitaan genomin alueita, joissa esiintyy lyhyitä 10–60 emäksen pituisia toistuvia emäsjaksoja. Yksilöiden välillä on muuntelua toistojen määrissä. Markkerityyppi tunnetaan myös nimellä DNA-sormenjälki, ja sitä on käytetty etenkin rikostutkimuksessa ja isyysanalyysissä, mutta jonkun verran myös populaatiogeneettisissä tutkimuksissa.

### 3.3 PCR-pohjaiset markkerit

Restriktioentsyymeihin perustuvissa menetelmissä on tarpeen eristää suhteellisen paljon korkealaatuaista DNA:ta. Uusien DNA-pohjaisten markkereiden kehityksessä ratkaiseva läpimurto oli PCR-menetelmän keksiminen 1980-luvun alussa. PCR eli polymeerasiketjureaktio (engl. polymerase chain reaction) -menetelmällä mikä tahansa DNA-jakso voidaan sille spesifisten alukkeiden (engl. primer) avulla automatisoidusti monistaa muutamassa tunnissa miljardikertaiseksi hyvin pienestä DNA-määrästä. Alukkeet ovat lyhyitä DNA-juosteita, jotka toimivat DNA:n monistamisen aloituskohtana.

Erilaisia PCR-pohjaisia markkereita on kehitetty lukuisia, ja ne tunnetaan useimmiten vain kirjainlyhenteillä. Niitä ovat mm. RAPD (random amplified polymorphic DNA), ISSR (inter-simple-sequence-repeats) ja AFLP (amplified fragment length polymorphism). Nykyisin yleisin PCR-pohjainen markkerityyppi on mikrosatelliitit, jotka tunnetaan myös kirjainlyhenteillä SR (simple sequence repeat) tai STR (short tandem repeat).

Kuten minisatelliititkin, mikrosatelliitit koostuvat toistuvista peräkkäisistä DNA-sekvensseistä, joiden määrä vaihtelee eri yksilöillä. Toistojakso on mikrosatelliiteilla minisatelliitteja lyhempi, usein 1–6 emäksen pituinen. Mikrosatelliitit sijaitsevat satunnaisesti genomissa, ja niitä löytyy niin proteiineja koodaavilta kuin myös koodaamattomilta alu-



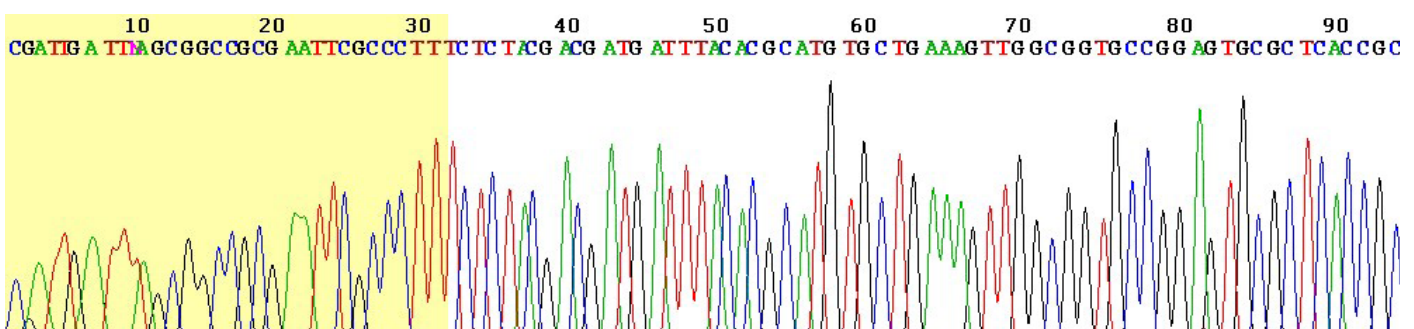
Ensimmäisen sukupolven Sanger-tekniikkaa käyttävä ABI 3730 kapillaarisekvenaattori. Kuva: Jouni Aspi.

eilta. Mikrosatelliittien mutaatiotahti on  $10^{-2}$ – $10^{-6}$  sukupolvea kohti, kun se on normaalisti muualla genomissa  $10^{-9}$ . Mikrosatelliitit ovat kodominantteja markkereita, joten homo- ja heterotsygoottiset yksilöt voidaan erottaa toisistaan. Ne monistetaan polymeerasiketjureaktiolla kullekin lokukselle ominaisilla alukkeilla, jotka sijaitsevat molemmin puolin mikrosatelliittialuetta. DNA-palasten pituus voidaan monistuksen jälkeen mitata elektroforeesin avulla. Nykyisin pituudet mitataan yleensä automaattisekvenaattoreilla.

### 3.4 DNA-sekvenssin polymorfismi

DNA:n sekvensoinnissa määritetään DNA-nukleotidien neljän mahdollisen emäksen eli adeniniin, guaniiniin, sytosiiniin ja tymiiniin (A, G, C, T) järjestys DNA-molekyylissä. Sekvensointiin on käytetty

Elektroferogrammi.





useita erilaisia menetelmiä, sekä manuaalisia että automatisoituja. Sekvensointi tehdään nykyisin pääosin automaattisekvenaattoreilla. Ensimmäisen sukupolven sekvenaattorit käyttävät Sanger-sekvensointia. Tämä tekniikka perustuu yksijuosteiseksi tehdyn DNA:n kahdentumisen (replikaation) polymeerasireaktion katkaisemiseen jonkun neljän mahdollisen emäksen kohdalla. Reaktiossa syntyy runsaasti erimittaisia sekvensoitavalle juosteelle komplementaarisia palasia, joissa viimeisenä on joku neljästä mahdollisesta dideoksinukleotidista. Kukin eri emäksen sisältävä dideoksinukleotidi on leimattu erivärisellä fluoresoivalla värillä. Erimittaiset DNA-palaset erotellaan DNA-sekvenaattorissa elektroforeesilla. Prosessin aikana mitataan kunkin palasen merkkiväri fluoresenssi ja niistä tuotetaan elektroferogrammi, josta palasen emäsjärjestys on luettavissa. Ensimmäisen sukupolven sekvenaattorien etuna on se, että niillä voidaan saada luettua varsin pitkiä, jopa 700 emäsparin mittaisia juosteita, ja lukutarkkuus on erittäin hyvä.

Sanger-sekvensointi on korvautumassa toisen sukupolven sekvenaattoreilla, jotka mahdollistavat suurimittakaavaisen rinnakkaisen sekvensoinnin. Erilaisilla tekniikoilla (platform) toimivia laitemalleja on useilla eri valmistajilla. Näistä tunnetuimpia ovat Rochen 454 ja GS Junior (2005), Illuminan (2006) MiSeq, HiSeq ja NextSeq, Applied Biosystems SOLiD (2007) sekä Life Sciences IONtorrent ja IONproton (2010). Toisen sukupolven malleissa DNA-kahdentumisen aikana emäkset tunnistetaan reaaliajassa kemiallisten reaktioiden tuottamien valosignaalien tai pH-muutosten avulla niiden kiinnityessä uuteen DNA-juosteeseen.

Toisen sukupolven menetelmillä voidaan lukea sa-

Automaattisekvenaattorien kolmatta sukupolvea edustava Oxford Nanoporen MinION-laite. Kuva: Oxford NanoPore.



Automaattisekvenaattorien toista sukupolvea edustava Ion Torrent -sekvenaattori. Kuva: Jouni Aspi.

manaikaisesti suuri määrä eri sekvenssejä. Koska ne perustuvat askelittaiseen trifosfaattien lisäämiseen, menetelmää on vaikea saada toimivaksi pitkillä sekvensseillä. Tyypillisesti lukupituudet ovat 100–500 emäksen pituisia, ja lukutarkkuus on jonkin verran huonompi kuin Sanger-sekvensointiin perustuvilla laitteilla.

Osa toisen sukupolven laitteista on jo jäänyt pois käytöstä (esim. Rochen 454 ja GS Junior) ja kolmannen sukupolven tekniikat ovat jo markkinoilla tai kehitteillä. Näitä laitteita ovat esimerkiksi Pacific Biosciences PacBio RS II (2011) (non-terminal fluorescent sequencing by synthesis, SMRT) sekä Oxford Nanopore (2015) MinION- ja GridION-laitteet. Joillakin kolmannen sukupolven laitteista (esim. PacBio) päästään erittäin pitkiin lukupituuksiin (15 000–20 000 emästä). Kolmannen sukupolven eri valmistajien teknologia poikkeaa toisistaan, mutta kaikissa niissä sekvenssi luetaan yhden molekyylin tasolla, jonka vuoksi niissä ei enää hyödynnetä PCR-tekniikkaa. Monet tekniikoista ovat vielä kehitteillä ja osassa niistä on teknisiä haasteita. Ainakin yksi lupaavista tekniikoista on jo konkurssin vuoksi hävinnyt markkinoilta (Helicos Biosciences: true single molecule sequencing eli tSMS). Yksi esimerkki kolmannen sukupolven tekniikoista ovat Oxford Nanoporen minikokoiset laitteet, joissa DNA-sekvenssi luetaan sähkövarauksen muutosten avulla molekyylin kulkeutuessa kalvossa olevan nanokokoisen aukon läpi.

Uuden sukupolven sekvensointitekniikat ovat mahdollistaneet nopean ja suhteellisen edullisen eli-



öiden koko genomien sekvensoinnin. Suomessakin on sekvensoitu ensimmäisenä maailmassa koko genomi (de novo) täpläverkkoperhostesta (*Melitaea cinxia*), rauduskoivusta (*Betula pendula*), saimaannorpasta (*Pusa hispida saimensis*) (<http://www.saimaaringedseal.org/>) ja porosta (*Rangifer tarandus tarandus*). Poron genomia ei ole vielä julkaistu.

Usein sekvensoidusta DNA:sta etsitään yhden nukleotidin muuntelua (SNP; single nucleotide polymorphism), jota käytetään perinteisten markkerien tavoin. Kustannussyistä tutkittavista yksilöistä ei tätä varten monestikaan lueta koko genomia, vaan tutkimuksissa käytetään erilaisia tekniikoita, joilla sekvensoitavan DNA:n määrää pienennetään; kuitenkin niin, että saadaan eliöstä koko genomien käsittävä edustava SNP-paneeli. Usein näissä tekniikoissa hyödynnetään restriktioentsyymejä. Näitä erilaisia tekniikoita tunnetaan esimerkiksi kirjainlyhenteillä RRLs (reduced-representation sequencing using reduced-representation libraries), CRoPS (complexity reduction of polymorphic sequences),



Illuminan koiraeläinten kokogenomin SNP-siru, jolla voidaan tyypittää tutkittavasta yksilöstä yli 170 000 SNP:tä. Kyseisellä sirulla on genotyyppitetty myös suomalaisia susia (*Canis lupus*). Kuva: Illumina. Sudenpentu. Kuva: Jouni Aspi.





RAD-seq (restriction-site-associated DNA sequencing) ja GBS (genotyping by sequencing).

Useille kaupallisesti tärkeille lajeille on saatavana valmiita SNP-siruja, joilla on mahdollista tyypittää kymmeniä tai satoja tuhansia SNP-markkereita yhdellä analyysillä suhteellisen alhaisin kustannuksin. Ihmisen SNP-sirut ovatkin tulleet hyvin suosituiksi geneettisessä sukututkimuksessa. SNP-siruja on käytetty hyväksi tutkittaessa myös kotieläinten viljejä lähilajeja. Esimerkiksi visenttien polveutumista on tutkittu lehmille kehitetyillä SNP-siruilla.

### 3.5 DNA-viivakoodaus

DNA-viivakoodauksella (DNA barcoding) tarkoitetaan lyhyehkön, standardoidun DNA-alueen käyttämistä lajinmäärittelyyn ja lajinrajaukseen. DNA-viivakoodit muuntelevat riittävästi erottaakseen useimmat lajit toisistaan, mutta niiden erotuskyky heikkenee populaatiotasolle siirryttäessä. Siksi DNA-viivakoodit ovat erityisen yleisesti käytetty työkalu lajitason tutkimuksissa, kuten taksonomisissa revisioissa, mutta harvemmin populaatiogenetiikan tutkimuksissa. Kuitenkin käytännön suojelutyössä viivakodeilla voidaan esimerkiksi saada parempi käsitys siitä, kuuluuko jokin populaatio suojelun kohteena olevaan lajiin.

Viivakoodaukseen käytettävät DNA-alueet ovat erilaisia eli eliöryhmissä. Eläimillä käytetään mitokondriaalisen COI-geenin 648 emäsparin mittaista aluetta. Sienillä käytetään tuman ITS-aluetta. Kasveilla mikään alue ei sovellu yksinään viivakoodaukseen, ja parhaiten toimivien alueiden yhdistelmää ei ole toistaiseksi muodostunut kansainvälisesti

yhtenäistä käytäntöä. Yleisesti käytetään kahden viherhiukkasessa sijaitsevan geenin yhdistelmää (matK ja rbcL).

DNA-viivakoodaukseen perustuva lajinmäärittely tapahtuu sekvensoimalla viivakoodialue kohdeyksilön genomista ja vertaamalla saatua sekvenssiä BOLD-vertailutietokantaan (lyhenne sanoista Barcode of Life Database). Mikäli tietokannasta löytyy vastaava sekvenssi, kohdeyksilö voidaan määrittää tietokannan tietojen perusteella. Toisinaan tietokannasta ei kuitenkaan löydy vastaavaa sekvenssiä, joka voi johtua joko siitä, että kyseinen laji yksinkertaisesti puuttuu tietokannasta tai sitten laji voi olla tieteelle uusi ns. kuvaamaton laji. Kuvaamattomien lajien suuri määrä on laajentanut DNA-viivakoodien käyttöä lajinrajaukseen, jossa yksilöitä ryhmitellään alustaviin lajeihin eli ns. operationaalisiiin taksonomisiin yksiköihin (OTU:ihin). Nämä ryhmittelyt perustuvat yleensä viivakoodisekvenssien samankaltaisuuteen ja muodostavat helpon tavan muodostaa lajien kaltaisia ryhmiä, jotka voidaan tutkia tarkemmin ja kuvata virallisiksi lajeiksi myöhemmin nukleaaristen markkereiden vaihtelun, morfologian tai muun tiedon (ekologia, biologia) perusteella.

Koska DNA-viivakoodaus on helppo ja varsin edullinen menetelmä, sitä on hyödynnetty hyvin monenlaisissa tutkimuksissa kaupallisten ruokatuotteiden lajinmäärittelyksestä opetukseen ja rikospaikkatutkintaan. Suositaan kasvattava metaviivakoodaus pohjautuu DNA-viivakoodaukseen, mutta siinä missä perinteisessä DNA-viivakoodauksessa on tyypillisesti yksi sekvenssi per yksilö, metaviivakoodaus kohdistuu usein useita lajeja sisältävien näytteiden (esim. vesi-, uloste-, sedimentti- tai maaperänäytteiden) analysointiin, hyödyntäen kehittyneitä uuden sukupolven sekvensointitekniikoita.

#### Lähteet

Ahola ym. 2014  
Allendorf ym. 2010  
Allendorf & Luikart 2007  
Angeloni ym. 2011  
Avisé 2010  
Casacci ym. 2014  
Frankham 2010  
Frankham ym. 2010  
Grover & Sharma 2016  
Hebert ym. 2003  
Hollingsworth ym. 2011  
Huisman ym. 2016

Levy & Myers 2016  
Moritz 1994  
Ouborg ym. 2010  
Pamilo ym. 2007  
Pertoldi ym. 2010  
Primmer 2009  
Ratnasingham  
& Hebert 2007  
Salojärvi ym. 2017  
Schoch ym. 2012  
Schwartz ym. 2006  
Shafer ym. 2015  
Thomas ym. 2013



## 4. Geneettisen monimuotoisuuden väheneminen

Populaation koko eli yksilöiden lukumäärä on olennainen tekijä populaation jatkuvuuden turvaamisessa. Yksilöiden lukumäärän on todettu olevan suorassa yhteydessä populaation geneettisen monimuotoisuuden ja kelpoisuuden kanssa. Populaatiot alkavat menettää evolutiivista potentiaaliaan nopeasti yksilömäärän laskun takia. Yksilömäärää ja sen vaihtelua voidaan hyödyntää tutkimuksissa, joissa halutaan arvioida populaatioiden sukupuuttouhan todennäköisyyttä. Uhanalaisilla lajeilla on osoitettu olevan vähemmän geneettistä monimuotoisuutta verrattuna elinvoimaisiin lajeihin, ja geneettiset prosessit voivat nopeuttaa populaatioiden hiipumista. Erilaisia riskiarvioita on esitetty, mikä on pienin mahdollinen elinkelpoisen populaation koko tai pienin mahdollinen tehollinen koko suhteessa yksilömäärään, jonka avulla populaation on vielä mahdollista säilyttää evolutiivinen potentiaalinsa. Frankham ym. esittävät, että usein käytetty tehollisen populaatiokoon alaraja  $N_e = 50$  sukusiitoksen välttämiseksi lyhyellä aikavälillä ja alaraja  $N_e = 500$  evolutiivisen potentiaalin säilyttämiseksi tulisi uusimpien tulosten valossa ainakin kaksinkertaistaa ( $N_e = 100$  sukusiitoksen välttämiseksi lyhyellä aikavälillä ja  $N_e = 1000$  evolutiivisen potentiaalin säilyttämiseksi).

Elinympäristöjen tuhoutuminen ja pirstoutuminen sekä näistä usein seuraava muutto- liikkeen väheneminen pienentävät supistuneessa ja eristyneessä elinympäristössä elävän populaation yksilömäärää. Yksilömäärän romahdus ja geenivirran väheneminen altistavat lopulta populaation haitallisille geneettisille prosesseille kuten sukusiitokselle ja geneettiselle ajautumiselle. Elinympäristöjen pirstoutuminen heijastuu kielteisellä tavalla pienten populaatioiden geneettiseen monimuotoisuuteen niin harvinaisilla kuin yleisilläkin lajeilla. Elinympäristöjen pirstoutuminen voi lisäksi estää tai ainakin haitata populaatioiden sopeutumista ilmastonmuutokseen. Yksilömäärän väheneminen alentaa tutkitusti populaation geneettistä monimuotoisuutta ja kelpoisuutta. Myös geneettisen ajautumisen aiheuttamat geneettisen monimuotoisuuden alenemisen haitalliset vaikutukset yleistyvät pienissä populaatioissa. Suomessa esimerkiksi metsätammi kasvaa levinneisyysalueensa äärevimmissä oloissa ja täällä populaatiot esiintyvät erittäin pirstoutuneesti, joten metsätammipopulaatioiden geneettinen erilaistuminen on paljon voimakkaampaa ja geneettinen monimuotoisuus alhaisempaa verrattuna Keski-Euroopan populaatioihin.

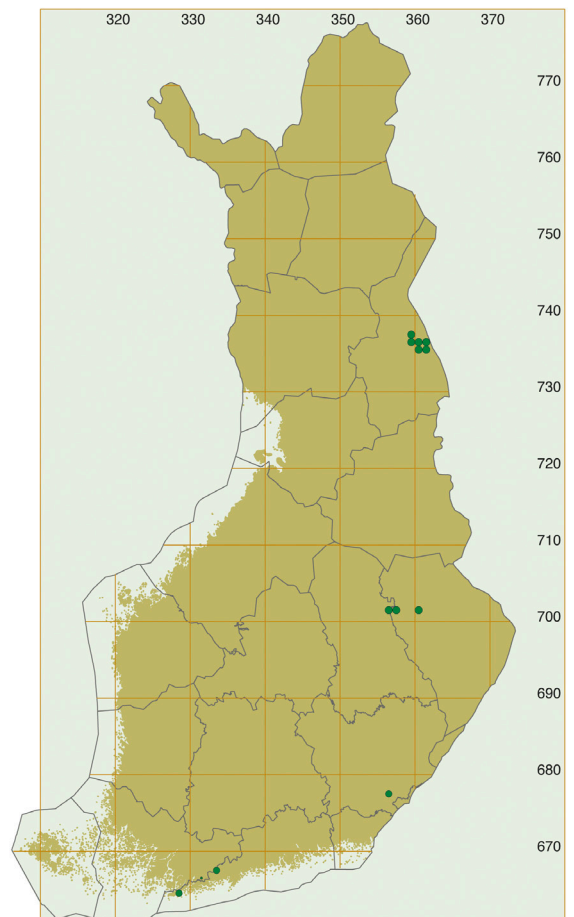
## 4.1 Sukusiitos

Sukusiitoksella tarkoitetaan sitä, että läheiset sukulaiset tuottavat keskenään jälkeläisiä. Sukusiitos on haitallinen prosessi, koska sen seurauksena heterotsygotia vähenee ja samalla haitalliset, peittyvät alleelit pääsevät ilmenemään jälkeläisissä. Mitä pidemmän aikaa sukusiitos kestää populaatiossa, sen todennäköisemmin jälkeläisten lisääntymishakkuus ja selviytyminen aikuisuuteen asti heikenevät. Sukusiitteisessä populaatiossa yksilöiden kelpoisuus heikentyy ajan myötä eli populaatioon muodostuu sukusiitosheikkoutta. Yksilöillä on sukusiitoksen rasittamassa populaatiossa lopulta vähän mahdollisuuksia sopeutua elinympäristössä tapahtuviin, usein väistämättömiin muutoksiin. Sukusiitos voi pitkittyessään jouduttaa populaatioiden taantumista ja aiheuttaa niiden katoamista. Epäsuotuisat olosuhteet voivat lisäksi vahvistaa

sukusiitoksen haittoja populaatioissa. Populaation kokonaiskelpoisuuden heikentymisen seurauksena puhutaan geneettisestä taakasta, joka lasketaan vertaamalla populaation yleisimmän genotyypin kelpoisuutta optimaalisen (mahdollisesti teoreettisen) genotyypin kelpoisuuteen.

Sukusiitosheikkoutta arvioidaan yleensä vertaamalla sukusiittoisten yksilöiden kelpoisuutta suhteessa ei-sukusiittoisiin yksilöihin. Tätä on arvioitu esimerkiksi erittäin sukusiitteisessä Skandinavian susipopulaatiossa, tutkimalla pentujen eloonjäävyyttä suhteessa sukusiittoisuuteen. Niillä susivanhemmilta, joiden pentujen sukusiitoskerroin on 0, talvilau-  
massa on keskimäärin 6 pentua. Niissä pentueissa, joissa sukusiitoskerroin on 0,5, pentujen määrä jää alle neljän. Karvaloviniskamuurhaisella (*Formica exsecta*) on sukusiittoisuudella havaittu olevan useita negatiivisia vaikutuksia. Sukusiittoiset pesät tuottavat heikommin uusia jälkeläisiä ja kuningat-

Uhanalaisen tummaneidonvaipan (*Epipactis atrorubens*) pienten populaatioiden pirstoutunut levinneisyys Suomessa. Lajia löytyy vain muutamasta paikasta Suomessa ja sen populaatiot ovat hyvin pieniä ja hajanaisia. Tutkituissa lajin populaatioissa on vain vähän geneettistä vaihtelua ja geenivirta populaatiosta toiseen on vähäistä. Kuvat: Luomus CC-BY-4.0 ja Henry Väre.





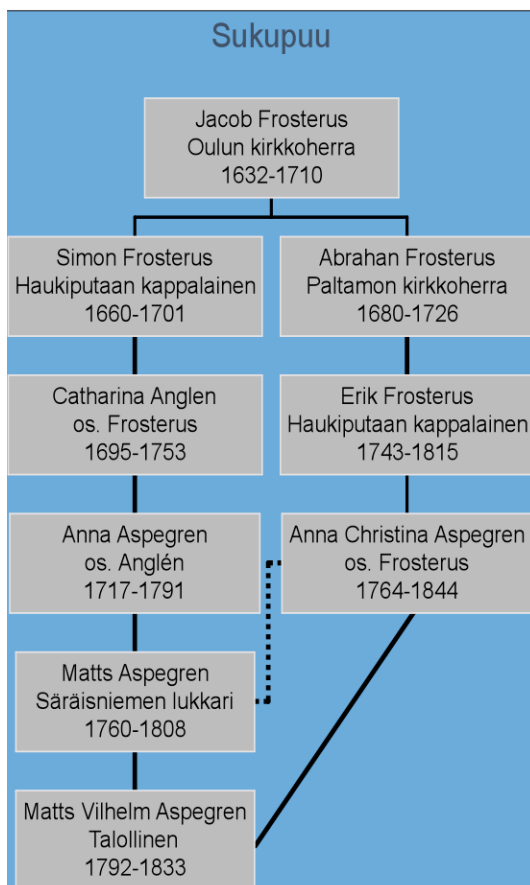
## Sukusiitoskerroin

Sukusiitoksen astetta voidaan mitata tietyn yksilön tai populaation osalta. Tähän tarkoitukseen käytetään sukusiitoskerrointa,  $F$ . Sukusiitoskerroin kertoo kuinka läheistä sukua jonkin jälkeläisen vanhemmat ja esivanhemmat ovat keskenään olleet. Se mittaa todennäköisyyttä sille, että homotsygoottisen genotyypin alleelit polveutuvat identtisinä kopioina esivanhemmilta. Vastakohta tälle on tilanne, jossa samanlaiset alleelit ovat syntyneet erikseen eivätkä siten ole identtisiä kopioita. Sukupuiden hyödyntäminen on ollut pitkään tehokas keino havaita sukusiitoksen astetta populaatioissa. Menetelmää käytetään edelleen usein, kun tietyn populaation yksilöt ja niiden geneettinen rakenne tunnetaan kattavasti pitkältä ajanjaksolta. Nykyään yhä useammin hyödynnetään myös erilaisia geneettisiä markkereita esimerkiksi yhden nukleotidin monimuotoisuutta (SNP), matemaattista mallinnusta sekä tietokonesimulaatioita sukusiitoksen havaitsemiseksi populaatioista, koska ne ovat monesti sukupuuta tehokkaampia ja tarkempia menetelmiä. Genomisten aineistojen yleistyttyä sukusiitoksen määrän estimointiin käytetään usein yksilön koko genomissa olevien homotsygoottisten alueiden (ROH tai runs of homozygosity) suhteellista määrää genomissa.

taria. Niissä syntyvät koiraat ovat myös pienempiä kuin vähemmän sukusiitteisissa pesissä kasvatetut koiraat.

Sukusiitosheikkoutta (ja heteroosia) voivat aiheuttaa populaatioissa harvinaisena esiintyvät enimmäkseen resessiiviset haitalliset mutaatiot. Suku-

siitos lisää niiden yksilöiden frekvenssiä, joissa niiden vaikutus ilmenee. Tämä mekanismi tunnetaan dominanssihypoteesin nimellä. Vaihtoehtoisesti sukusiitosheikkouden taustalla voivat olla myös heterotsygoottisena edulliset alleelit, joita tasapainottava valinta säilyttää populaatioissa keskimääräisillä frekvensseillä. Sukusiitos lisää näiden alleelien homotsygoottisuutta ja alentaa siten yksilöiden kelpoisuutta. Jälkimmäinen mekanismi tunnetaan ylidominanssihypoteesina. Suurin osa sukusiitos-



Sukusiitoskerttoimen laskemista havainnollistava sukupuu. Oheisesta sukupuun osasta voidaan laskea, talollinen Matts Vilhelm Aspegrenin todennäköisyys saada samat alleelit Jacob Frosterukselta kahta eri sukulinjaa pitkin. Sukusiitoskerroin voidaan laskea yksinkertaisesti kaavalla  $F = \frac{1}{2} n$ , jossa  $n$  on yksilöiden määrä äidistä isään yhdistävän esi-isän kautta. Jos oletamme, että Jacob Frosteruksen sukusiitoskerroin on ollut 0 eli hänen äidillään ja isällään ei olisi ollut yhteisiä esivanhempia, on Matts Vilhelm Aspegrenin sukusiitoskerroin  $F = \frac{1}{2} * 8 = 0,004$ . Käytännössä yhteisiä esivanhempia on usein enemmän kuin yksi, jolloin eri esi-isien vaikutus on summattava yhteen. Matts Vilhelm Aspegren on Jouni Aspin esi-isä kuudennessa sukupolvessa. Kuva: Jouni Aspi.

heikkouden mekanisme selvittäneitä tutkimuksia näyttäisi tukevan dominanssihypothesia todennäköisempänä selitysmallina sukusiitosheikkoudelle.

## 4.2 Sukusiitos ja geneettisen monimuotoisuuden suojele

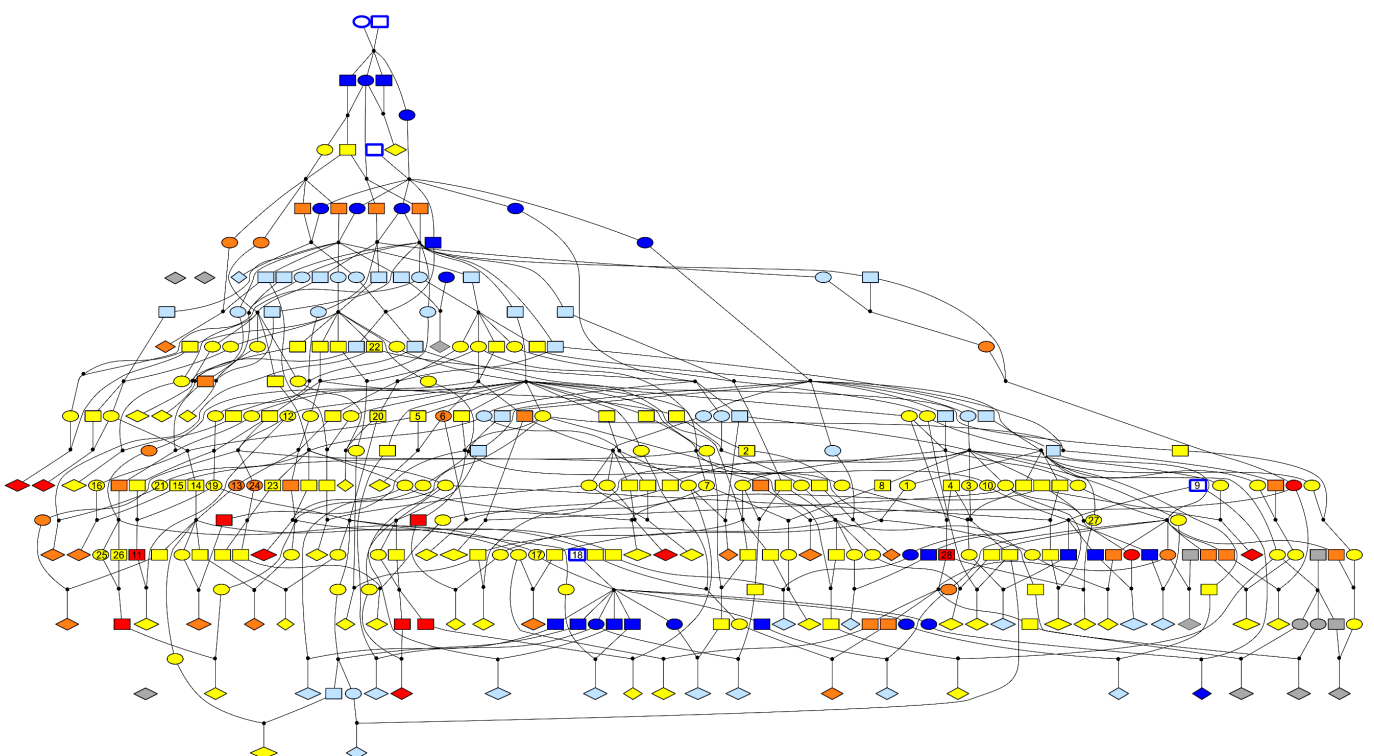
Lajien tai populaatioiden geneettinen elvytys on sukusiitoksen tai muista geneettisistä haitoista kärsivän populaation suojele, jossa populaatioon tuodaan uusia yksilöitä muista populaatioista. Suojelun kohteena olevan populaation kelpoisuus pyritään saamaan takaisin alkuperäiselle tai ainakin suotuisammalle tasolle uusien yksilöiden tuoman geneettisen muuntelun avulla. Geneettinen palauttaminen on edellistä laajempi käsite. Sen tavoitteena on ylläpitää populaatiossa neutraalia geneettistä muuntelua ja palauttaa samalla populaatioon sen menettämää geneettistä monimuotoisuutta. Tällä pyritään siihen, että populaatio pystyisi sopeutumaan myös tulevaisuudessa tapahtuviin muutoksiin elinympäristössään. Muuttoliikkeestä tiedetään olevan hyötyä populaatioille ja niiden geneettiselle monimuotoisuudelle. Muuttoliikkeen avulla eristäytyneet

populaatiot voivat saada takaisin menettämänsä geneettistä monimuotoisuutta.

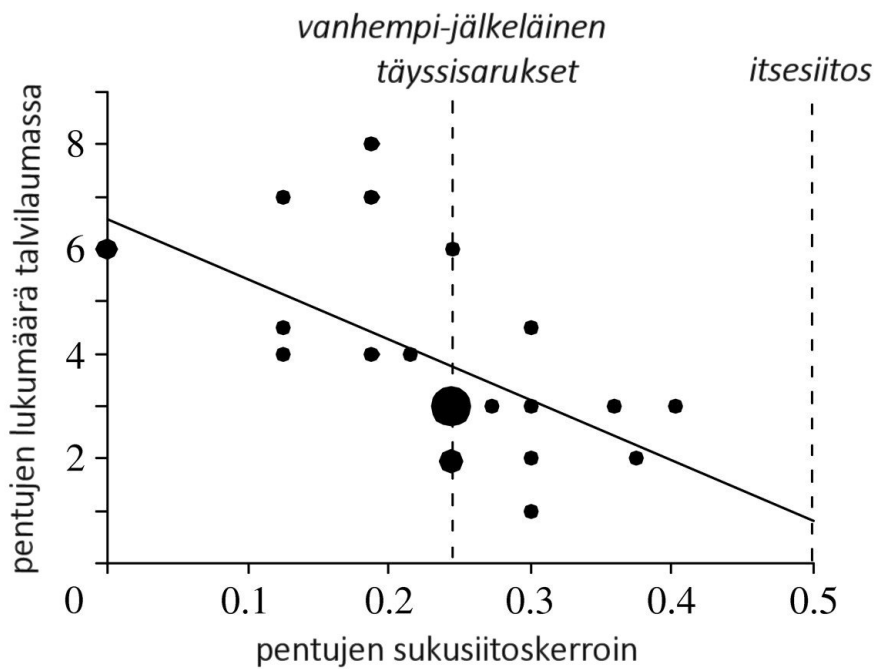
Lajien suojelussa voidaan toteuttaa lisäksi edellisistä hieman poikkeavaa evolutiivista elvytystä. Tämän tarkoituksena on palauttaa edullisen geneettisen muutoksen avulla populaation menettämiä paikallisia sopeutumia ja säilyttää populaation sopeutumispotentiaali. Muutos voidaan saada aikaan yksilöitä aktiivisesti siirtämällä. Geneettisten suojelutoimenpiteiden pitkäaikaisten ja kestävien hyötyjen saavuttamiseksi edellytetään kuitenkin aina elinympäristöjen suojele ja mielellään luontaisen muuttoliikkeen mahdollistamista, koska muussa tapauksessa geneettiset ongelmat saattavat palata populaatioon.

Tehokas muuttoliike ja siitä seuraava geenivirta ehkäisevät populaatioiden eristymistä ja edesauttavat jo eristyneiden populaatioiden tilannetta. Esimerkiksi susi on laji, joka kykenee liikkumaan pitkiä matkoja ja lisäämään geenivirtaa ilman ihmisen avustusta (olettaen, että liikkuminen elinympäristöstä toiseen on ylipäättään mahdollista). Ruotsin ja Norjan alueen susipopulaatio on pieni ja saanut alkunsa vain yhdestä susiparista. Alueelle on myöhemmin vaeltanut itsenäisesti ainakin seitsemän sutta, joista tiettävästi kolme on lisääntynyt

Ruotsin sukusiitoksesta kärsivän susipopulaation sukupuu. Sukusiitoskerroin ( $F$ ) suuruus eri yksilöissä on osoitettu eri väreillä (tummansininen:  $0 \leq F < 0.1$ , vaaleansininen:  $0.1 \leq F < 0.2$ , keltainen:  $0.2 \leq F < 0.3$ , oranssi:  $0.3 \leq F < 0.4$ , punainen:  $0.4 \leq F < 0.5$ , harmaa: tuntematon). Populaation perustaneiden yksilöiden ei ole oletettu olevan sukulaisia keskenään ja siksi niiden jälkeläisten oletettu sukusiitoskerroin on  $F = 0$ , (sininen kehys). Susilla sukusiitoksen lisääntymisen on todettu lisäävään pentukuolleisuutta ja susiyksilöiden luuston epämuodostumia. Lähde: Åkesson ym. 2016







Pentujen sukusiittoisuuden vaikutus talvilauman sudenpentujen lukumäärään Skandinavian susipopulaatioissa. Uuudelleenpiirretty Li-berg ym. 2005 mukaan.

alueella entuudestaan eläneiden yksilöiden kanssa. Tämä näkyy alueen susikannan geneettisessä monimuotoisuudessa. Susilla on havaittu luontaista geneettistä elpymistä muuallakin. Yhdysvaltalainen Isle Royale -saari Yläjärven saarella on eristyksissä mantereesta, mutta kylminä talvina sudet voivat päästä saarelle jäätä pitkin. Vuonna 1997 saarelle siirtyi itsenäisesti yksi susiuros, joka nousi dominoivaan asemaan laumassa ja pian sen jälkeläisten geenit levisivät alueen kaikkiin muihinkin laumoihin. Tapahtumat paransivat aluksi sukusiitoksesta kärsivän paikallisen populaation geneettistä tilannetta. Positiiviset vaikutukset ovat kuitenkin olleet tilapäisiä ja saaren susipopulaatioiden sukusiittoisuus on tämän jälkeen lisääntynyt. Isle Royalen susipopulaatio on nykyään todennäköisesti vain kahden (sukusiitoksesta kärsivän) yksilön varassa, mutta saaren susikanta halutaan ylläpitää elinvoimaisena tulevaisuudessa, joten sinne on tarkoitus siirtää uusia yksilöitä lähiaikoina. Saarelle siirrettiinkin lokakuussa 2018 neljä sutta mannermaalta Minnesotasta. Vallitsevan polaaripyörteen takia Yläjärvi jäätyi poikkeuksellisesti seuraavaksi talveksi ja yksi susinaaraista palasi takaisin lähtöpaikkaansa tammikuussa 2019. Isle Royalen yli kuusikymmentä vuotta jatkunut susitutkimus on ollut keskeytyksissä vuoden 2019 alussa Yhdysvaltojen hallinnon sulkemisen takia.

Ruotsissa susien tilanne on samaan tapaan edelleen haasteellinen, koska sudet kärsivät vakavista sukusiitoksen aiheuttamista haitoista ja niiden kelpoisuus on heikentynyt. Metsästys vaikuttaa osaltaan maan susikantaan ja sillä saattaa olla vaikutusta myös sen geneettiseen rakenteeseen, joten metsästyksen suunnittelussa painotetaan ottamaan tarkemmin huomioon siitä mahdollisesti seuraavat

haitalliset geneettiset muutokset. Muuttoliike on aivan liian vähäistä ylläpitämään riittävän korkeaa geneettistä monimuotoisuutta alueen susikannassa. Riittävän geneettisen monimuotoisuuden palauttamiseksi on joitain vuosia sitten esitetty, että vankeudesta vapautettaisiin nuoria pentuja vahvistamaan luonnonpopulaatioiden geneettistä monimuotoisuutta. Siirtoja ei ainakaan vielä ole lähdetty toteuttamaan. Fennoskandian susipopulaatioiden jatkuvuuden ja geneettisen monimuotoisuuden kannalta olisi tärkeää ylläpitää geenivirtaa maiden populaatioiden välillä esimerkiksi ihmisten avustuksella, mikäli susien itsenäinen muutto ei toteudu. Tällöin populaatioiden tehollinen koko voisi saavuttaa riittävän vakaan tason, joka alueen susipopulaatioista nykyään hyvin pitkälti puuttuu.

Geneettisen suojelun pitkäaikaisista ja useiden sukupolvien ylittävistä vaikutuksista on mahdollista saada tietoa lähinnä laboratoriokokeiden avulla, koska luonnonpopulaatioiden tilanteesta on harvemmin riittävän pitkäaikaisia kokemuksia. Banaanikärpäsellä (*Drosophila melanogaster*) on osoitettu laboratoriokokeessa, että geenivirran myönteiset geneettiset vaikutukset ilmenevät nopeasti jo yhden uuden yksilön ilmaannuttua sukusiitoksen heikentämään tulopopulaatioon. Lisäksi muuttoliikkeestä on hyötyä sukusiitoksesta kärsivälle populaatiolle jopa silloin, kun lähtöpopulaatioissa on sukusiitosta, ja geneettisen suojelun positiiviset vaikutukset voivat kestää useampia sukupolvia. Muuttoliikkeen mahdollistaminen populaatioiden välillä on siten hyvä tapa kohentaa sukusiitoksesta kärsivän populaation kokonaistilannetta ja geneettistä rakennetta. Vesikirppulajilla (*Daphnia magna*) Hangon Tvärminnen alueella suoritettujen yksilöiden siirtokokeet

## Esimerkkejä geneettisen monimuotoisuuden onnistuneesta suojelusta



Sukusiitoksen rasittamat floridanpuumat ovat kärsineet esimerkiksi heikentyneestä spermanlaadusta ja epämuodostumista hännässä. Kuva: John and Karen Hollingsworth, USFWS.

tavattavan kyypopulaation (*Vipera berus*) elinkyvyn lisäämiseksi. Alueen populaatioon vapautettiin koirasyksilöitä geneettisesti monimuotoisemmista läheisistä populaatioista. Smygehukin kyyt elävät eristyksissä, noin 20 kilometrin päässä muista lajin populaatioista, eikä luontainen muuttoliike ja sen tuoma geenivirta siksi toiminut. Smygehukin kyyt kärsivät ennen siirtoja sukusiitoksen haitallisista vaikutuksista kuten epämuodostumista.

Preeriakana *Tympanuchus cupido*.  
Kuva: Menke Dave USFWS

Floridanpuuma (*Puma concolor coryi*) on kärsinyt pitkään sukusiitoksen aiheuttamista erilaisista haitoista, koska populaatio elää eristyksissä ja on yksilömäärältään hyvin pieni. Alalajia on yritetty pelastaa siirtämällä Floridan populaatioon toisen alalajin (*P. c. stanleyana*) naarasyksilöitä elinvoimaisemmista populaatioista Texasin osavaltioista vuonna 1995. Siirrot ovat lisänneet populaation elinkelpoisuutta. Floridanpuuman populaatiota uhkaavat kuitenkin yhä geneettisten ongelmien lisäksi elinympäristöjen tuhoutuminen ja pirstoutuminen.

Illinoisissa Yhdysvalloissa tavattavan preeriakanan (*Tympanuchus cupido pinnatus*) muutamia jäljellä olevia populaatioita on uhannut pitkään niiden elinympäristöjen eli ruohostomaiden ja arojen väheneminen ja pirstoutuminen. Populaatiot ovat eristäytyneet pieniksi yksiköiksi, joissa yksilömäärä on laskenut rajusti yhdessä kelpoisuuden kanssa. Vuonna 1992 alueelle siirrettiin yksilöitä alalajin muista elinvoimaisemmista populaatioista, joiden ansiosta Illinoisin populaatioiden geneettinen monimuotoisuus ja yksilömäärä lähtivät onnistuneesti kasvuun. Populaation pitkäaikainen säilyminen kuitenkin edellyttää elinympäristöjen säilymistä.

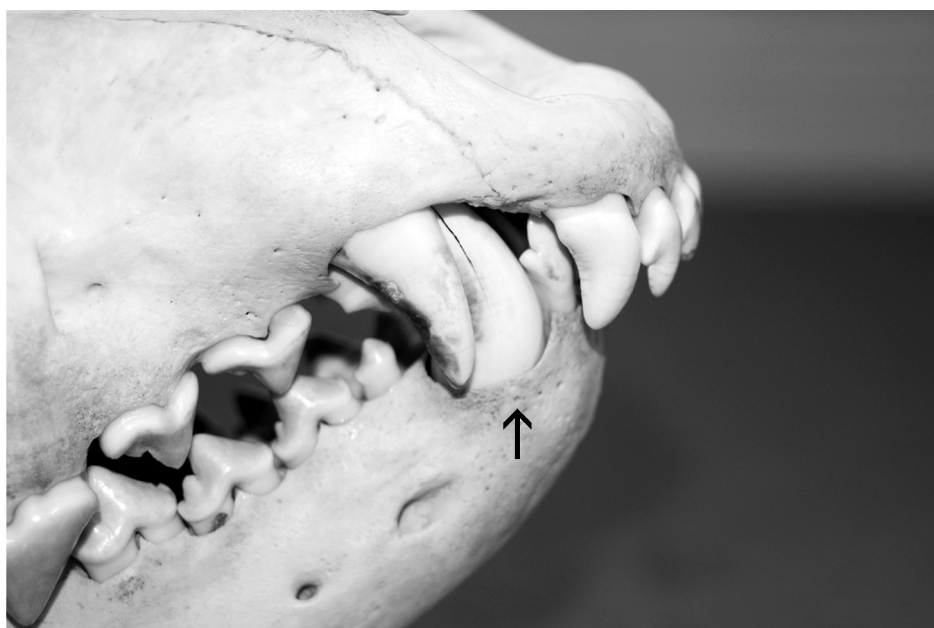
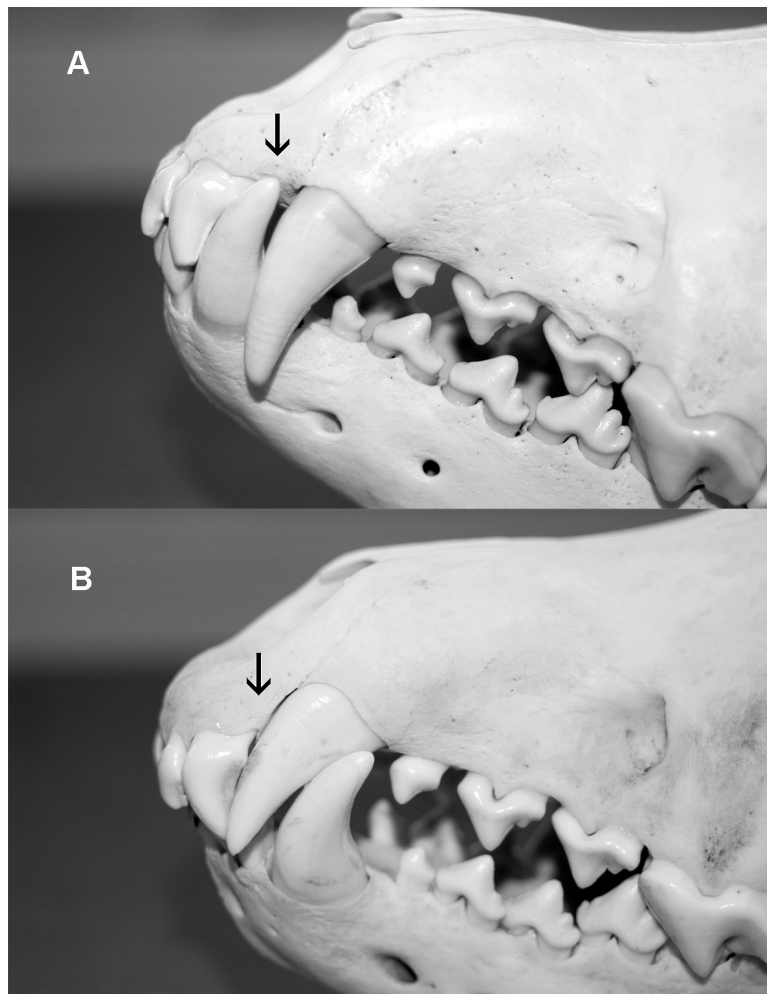
Uusien yksilöiden siirtäminen on ollut toimiva keino myös Ruotsin Smygehukissa





paljastivat, että eri populaatioista peräisin olevien yksilöiden risteyttämisen seurauksena syntyneiden vesikirppujen suhteellinen osuus kasvoi suhteessa alkuperäisiin ja sukusiittoisiin toisista populaatioista oleviin vesikirppuihin nähden sekä luonnon kalliolammikoissa että laboratorio-olosuhteissa. Geenivirta onkin tärkeä tekijä yksittäisen populaation kokonaistilanteen, mutta myös metapopulaatioiden kannalta. Afrikkalaisella *Bicyclus anynana* -perhoslajilla tehdyssä laboratoriokokeessa osoitettiin, että geenivirta vaikuttaa nopeasti sukusiitoksesta kärsivän tulopopulaation geneettiseen kokoonpanoon, koska muuttaneiden yksilöiden jälkeläisillä on korkeampi kelpoisuus verrattuna alkuperäisen sukusiitoksesta kärsivän populaation jälkeläisiin.

Uuteen populaatioon muuttaneiden yksilöiden jälkeläisillä on usein havaittu korkeampaa kelpoisuutta, joka perustuu heterotsygoottisilla yksilöillä usein ilmenevään heteroosiksi tai risteytymiselinvoimaksi kutsuttuun ilmiöön. Tähän prosessiin pohjautuvat myös geneettisen monimuotoisuuden suojelun tai elpymisen myönteiset vaikutukset. Heteroosi perustuu muuttavien yksilöiden jälkeläisten korkeampaan heterotsygotiaan ja siitä seuraavaan korkeampaan kelpoisuuteen verrattuna populaation alkuperäisten yksilöiden jälkeläisiin.



Ylemmässä kuvassa suden normaali kulmahampaan sijoittuminen (A) sekä sukusiittoisen populaation yksilöllä havaittu väärään kohtaan (B) sijoittuva kulmahammas. Alemmassa kuvassa sukusiittoisen populaation yksilöllä havaittu yläpurenta. Kuvat: Jannike Räikönen.

### 4.3. Risteytyminen

Risteytymisellä tarkoitetaan geneettisesti hyvin pitkälle eriytyneiden saman lajin populaatioiden, alalajien tai kokonaan eri lajien kesken tapahtuvaa lisääntymistä, josta saattaa seurata geenien siirtyminen lajista toiseen (eli introgressiota). Kaloilla risteytyminen on luonnossa verrattain tavallista, ja yli 40 %:lla sorsista (*Anas*) ja hanhista (*Anser*) on havaittu risteytymistä muiden lajien kanssa. Kasveilla risteytymistä tapahtuu esimerkiksi viljelykasvien ja niiden luonnossa tavattavien kantalajien välillä. Monet ainoastaan luonnossakin esiintyvät kasvilajit, esimerkiksi pajut, risteytyvät helposti keskenään.

Luontoon karanneet kotieläimet tai kalakasvattamoista livahtaneet yksilöt voivat uhata paikallisten luonnonvaraisten populaatioiden olemassaoloa, mikäli näiden kesken tapahtuu risteytymistä. Tuotantoeläimet ja viljelykasvit ovat sopeutuneet tai ne on jalostettu keinotekoisiiin olosuhteisiin ja muuttuneet ominaisuudet eivät yleensä ole edullisia luonnonoloissa. Risteytyminen saattaa uhata paikallisten populaatioiden geneettistä monimuotoisuutta ja johtaa geneettiseen samankaltaistumiseen. Lajit tai alalajit risteytyvät myös luontaisesti keskenään. Esimerkiksi kahden pohjoisamerikkalaisen endemiseksi oletetun susilajin (*Canis rufus* ja *Canis lycaon*) on osoitettu olevan itse asiassa risteymiä suden ja kojootin (*Canis latrans*) välillä. Risteymien suojeleminen ihmisten toimesta on usein kiistanalainen asia. Haastavia ja hintavia suojelutoimenpiteitä joudutaan myös priorisoimaan keskenään, jolloin saatetaan pitää ensisijaisena niin sanotusti puhtaiden lajien tai populaatioiden suojelua.

Lajinsisäinen ja lajien välinen risteytyminen vaikuttavat monin tavoin prosessissa mukana olevien populaatioiden geneettiseen rakenteeseen, niiden kohtaloon ja suojeluun. Populaatioiden risteytymi-



Todennäköinen pyyn ja riekon risteymä kuvattuna Sodankylän Rajalassa marraskuussa vuonna 2018. Kuva: Timo Helle

nen keskenään voi johtaa tilanteesta ja olosuhteista riippuen joko kelpoisuuden kasvuun tai laskuun. Toisinaan lajiristeymä saattaa olla omassa elinympäristössään kelpoisempi verrattuna niihin lajeihin, joista se on kehittynyt. Näin on esimerkiksi eräillä *Helianthus*-suvun auringonkukilla. Risteymät voivat toisinaan vähitellen tai nopeastikin myös eriytyä omiksi lajeikseen. Tuore esimerkki lajiutumuksesta



Kuhan ja kuha-ahvenen takaisinristeymä todettiin ensimmäistä kertaa Suomesta 2011. Kuva: Mika Vinni



on maasirkun ja isokaktussirkun (*Geospiza conirostris*) toistaiseksi nimeämätön risteymä, joka elää Galapagossaarilla. Se syntyi isokaktussirkkukoiraan lennettyä yli sadan kilometrin päässä sijaitsevalta Espanolan saarelta Daphne Majorin saarelle ja pariuduttua maasirkkunaaraan kanssa. Koska saarilla on aktiivista luonnon monimuotoisuuden tutkimusta, isokaktussirkkukyksilö havaittiin sen saapuessa 1980-luvun alussa ja myös risteytyminen todennettiin. Yksilöistä on kerätty verinäytteitä 6 sukupolven ajan ja lajiutumisprosessia on päästy todistamaan poikkeuksellisen tarkasti DNA:n perusteella. Vain parissa sukupolvessa risteymästä syntyneelle lajille kehittyi omaleimaisia piirteitä kuten lauluääni ja nokan koko ja muoto. Se ei myöskään lisäännä Daphne Majorilla elävien muiden sirkkujen kanssa.

On esitetty, että luonnon monimuotoisuuden ja sen suojelun kannalta olisi tehokkainta pyrkiä kokonaan estämään vierasta alkuperää olevien lajien ja alkuperäisten lajien kohtaaminen, koska risteytymisen geneettisiä seurauksia on erittäin vaikea ennustaa etukäteen. Risteytymisen haitallisia seurauksia on myös haasteellista torjua jälkikäteen. Ilmastonmuutos vaikeuttaa entisestään lajien risteytymisen seurausten ennakkointia, koska monet lähisukuiset lajit saattavat risteytyä tulevaisuudessa todennäköisemmin keskenään, mikäli ennen erossa olleet lajit pääsevät levinneisyysalueiden muutosten takia kohtaamaan toisensa. Esimerkiksi rupikonna (*Bufo bufo*) ja viherkonna-lajiryhmän (*Bufo viridis*) yksilöt risteytyvät Italiassa aikaisempaa useammin ainakin osittain ilmaston lämpenemisen seurauksena.

Ilmastonmuutos ja siitä todennäköisesti seuraava sään ääri-ilmiöiden voimistuminen voivat edesauttaa tulokaslajien levittäytymistä. Vaikutukset paikallisissa eliöyhteisöissä ovat tapauskohtaisia. Ilmastonmuutoksen myötä aikaisemmin erossa ol-

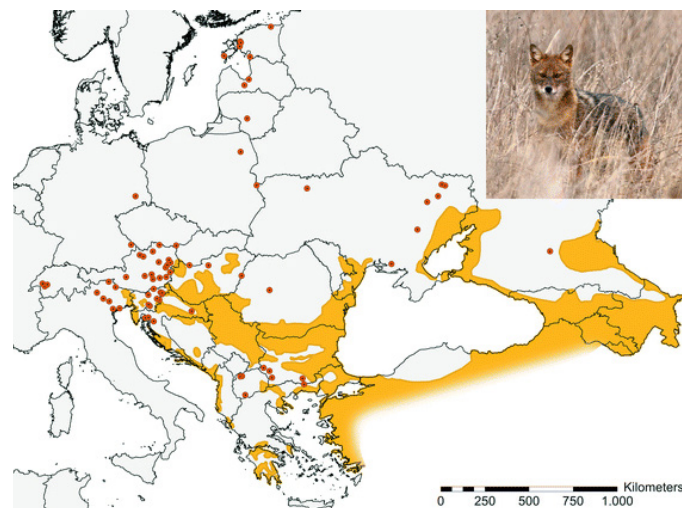
leet lähisukuiset lajit voivat päätyä jälleen kontaktiin toistensa kanssa, jolloin ne saattavat risteytyä. Esimerkiksi Kanadan Ontariossa lämpenevät talvet ovat aiheuttaneet amerikanliito-oravan (*Glaucomys volans*) levinneisyysalueen laajenemisen useita satoja kilometrejä pohjoiseen, jolloin se on päässyt laajemmin kontaktiin paikallisen kanadanliito-oravan (*Glaucomys sabrinus*) kanssa. Lajit ovat myös risteytyneet keskenään. Risteytyminen voi voimistaa lajien tai paikallisten populaatioiden taantumista ja aiheuttaa jopa sukupuuttoja, mikäli sen seurauksena katoaa joitain sopeutumisen kannalta tärkeitä ominaisuuksia tai paikallisten populaatioiden geneettinen rakenne kärsii muulla tavoin. Toisaalta on myös esitetty, että risteytyminen voi toimia jopa selviytymiskeinona ilmastonmuutokseen tai muihin ihmistoiminnan vaikutuksiin.

Kahden lajin risteymät ovat usein steriilejä, mutta jotkut risteymistä pystyvät lisääntymään keskenään tai risteytymään jommankumman kantalajin kanssa. Esimerkiksi kuhan (*Sander lucioperca*) ja ahvenen (*Perca fluviatilis*) välisen risteymän kuha-ahvenen on osoitettu Suomessa lisääntyneen toisen kantalajin eli kuhan kanssa.

#### 4.4. Vieraslajit

Vieraslajit ovat levinneet luontaisten levinneisyysalueidensa ulkopuolelle ihmisen mukana joko tahattomasti tai tarkoituksella. Niitä kutsutaan haitallisiksi vieraslajeiksi, jos ne aiheuttavat haittaa alkuperäislajistolle, ekosysteemeille, viljelykasveille, metsätaloudelle tai muille elinkeinoille ([www.vieraslajit.fi](http://www.vieraslajit.fi)). Tulokaslajeiksi taas kutsutaan lajeja, jotka ovat levittäytyneet itse uusille alueille ihmisen

Uusi mahdollinen tulokaslaji Suomeen on kultasakaali (*Canis aureus*), joka on levittäytynyt perinteiseltä levinneisyysalueeltaan omin voimin jo Viron pohjoisrannikolle. Kartta ja kuva: Trouwborst ym. 2016 CC BY 4.0





Komealupiini ja kurtturuusu (*Rosa rugosa*) ovat Suomessa laajalle levinneitä vieraslajeja. Molemmat leviävät ja kilpailevat tehokkaasti. Torjunta tai hävittäminen vaativat pitkäjänteisyyttä ja järeitä toimenpiteitä. Kuvat: Henry Väre / Luomus ja Terhi Rytteri.

toiminnasta riippumatta. Geneettinen monimuotoisuus saattaa vähentyä uudelle alueelle siirryttäessä (esim. geneettisen pullonkaulan seurauksena). Tästä ja monista muista haasteista huolimatta useat vieraslajit onnistuvat selviytymään uudessa elinympäristössä ja muodostamaan niille pysyviä populaatioita.

Lajinvälisen risteytymisen ja vieraslajien invaasio-kyvyn eli nopean leviämisen yhteydestä on saatu lisää vahvistusta.

Geneettiset menetelmät, kuten alkuperäisten lähilajien geneettisen monimuotoisuuden mittaaminen ja seuranta sekä mahdollisten risteymien syntymisen tarkkailu voivat joissakin tapauksissa tarjota apukeinoja haitallisten vieraslajien aiheuttamien haittojen torjuntaan ja paikallisten lajien suojeluun.

Ihmisten tahattomasti tai tarkoituksella levittämät lajit ovat aiheuttaneet huomattavia haittoja alkuperäisille lajeille ja elinympäristöille. Esimerkiksi Australiaan vuonna 1935 istutetulla ja paikallisen lajiston kannalta erittäin haitallisella vieraslajilla, agakonnalla (*Rhinella marina*) on havaittu lisäksi evolutiivisia muutoksia, jotka ovat parantaneet lajin levittäytymiskykyä. Toisaalta paikallisilla käärme-lajeilla on myös havaittu sopeutumista agakonnia vastaan. Komealupiini (*Lupinus polyphyllus*) on Suomessa haitallinen vieraslaji, jonka populaatiot ovat erilaistuneet jonkin verran geneettisesti, mutta ne ovat edelleen geneettisesti monimuotoisia.

Myös toisen haitallisen vieraslajin, kanadanvesiruton (*Elodea canadensis*) Suomen populaatioiden genotyyppien monimuotoisuus on korkea. Monet vieraslajit kykenevät valtaamaan itselleen elintilaa paikallisilta lajeilta, vaikka niitä olisi alun perin tullut vain pieni määrä alueelle. Lisäksi alkujaan pieni yksilömäärä ei välttämättä tarkoita sitä, että kaikkien vieraslajien geneettinen monimuotoisuus heikentyisi. Vieraslajit eivät välttämättä menetä geneettistä monimuotoisuuttaan esimerkiksi siksi, että leviämistapahtumia on useita tai ihmistoiminta hyödyttää lajia. Vaikka geneettinen monimuotoisuus vähenisi vieraslajin populaatioissa, populaatioiden yksilömäärän nopea kasvu, ihmisten toiminta tai lajin ominaisuudet saattavat selittää vieraslajien menestystä.

#### 4.5. Risteyttäminen geneettisen monimuotoisuuden suojelukeinona

Kuten aikaisemmin on todettu, saman lajin (osa) populaatioiden välinen muuttoliike ja siitä seuraava geenivirta ovat tärkeitä prosesseja populaatioiden geneettisen monimuotoisuuden ylläpitämisessä riittävän korkealla tasolla. Tämän vuoksi eristyneitä populaatioita pyritään toisinaan elvyttämään tuomalla niihin yksilöitä toisista populaatioista eli niitä risteytetään tarkoituksellisesti. Saman lajin popu-



laatiot tai alalajit saattavat kuitenkin olla geneettisesti pitkälle erilaistuneita, jos esimerkiksi niiden elinympäristöt poikkeavat toisistaan merkittävästi. Tällaisten populaatioiden päästäminen kontaktiin keskenään voi johtaa ristisiitosrasitteeseen eli tilanteeseen, jossa paikallisen populaation kelpoisuus heikkenee. Nykyään monet tutkijat ovat kuitenkin sitä mieltä, että ristisiitosrasitteen riskiä on saatettu painottaa liiaksi ja geneettisiä siirtoja on jätetty sen vuoksi tekemättä. Populaatioiden tarkoituksellisen risteyttämisen välttäminen liittyy todennäköisesti niihin tapauksiin, joissa siirrot ovat menneet pahasti pieleen ja joiden seurauksena jotkut populaatiot ovat jopa hävinneet. Klassinen esimerkki tästä ovat aikaisemmin vuori- tai alppikauriinakin tunnetun alppivuohen (*Cabra ibex ibex*) siirtoistutukset Tatra-vuoristoon. Koska laji oli liikametsästyksen takia hävinnyt silloisesta Tšekkoslovakiasta, siirrettiin sinne aluksi menestyksekkäästi alppivuohia Itävallasta. Myöhemmin laumaan siirtoistutettiin myös alppivuohen toisiin lajeihin/alalajeihin kuuluvia besoaarivuohia (*Capra hircus*) Turkista sekä nubianvuohia (*Capra nubiana*) Siinailta. Näiden lajien/alalajien risteytymisestä syntyneet lisääntymiskykyiset yksilöt pariutuivat luontaisen talvisen pariutumisen sijasta aikaisin keväällä ja tämän seurauksena kilit syntyivät selviytymisen kannalta vaikeimpaan aikaan keskellä talvea. Lopputuloksena koko paikallinen alppivuohipopulaatio kuoli sukupuuttoon.

Sukusiitoksesta kärsivien populaatioiden tulevaisuutta voidaan pyrkiä turvaamaan riittävän tarkasti suunniteltujen siirtojen avulla. Frankham ym. ovat laatineet ohjeet ristisiitosrasitteen minimointia var-

ten. Siirrot saattavat olla ainoita tapoja uhanalaisten lajien sekä eristyneiden tai pienten populaatioiden pelastamiseksi, sillä ne voivat olla jo menettäneet lähes kaiken geneettisen muuntelun (useimpien lokusten alleelit ovat fiksoituneet) ja siten sopeutumiskykynsä. Esimerkiksi rantaleinikillä (*Ranunculus reptans*) saman alueen eri populaatioiden risteyttäminen keskenään nosti niiden kelpoisuutta ja myönteiset vaikutukset olivat suuria erityisesti pienissä sukusiitoksesta kärsivissä populaatioissa.

Suomalaisessa *Drosophila littoralis* -mahlakärpällä suoritetussa tutkimuksessa on havaittu, että sukusiitokselle altistettujen linjojen risteyttäminen keskenään parantaa lisääntymismenestystä, mutta mitä erilaisempia risteytettävät populaatiot ovat toisiinsa nähden, sen vähäisempiä ovat risteyttämisen suotuisat vaikutukset. Tutkimuksessa huomattiin lisäksi, että risteyttämisen positiiviset tai negatiiviset vaikutukset jälkeläisten tuotantoon vaihtelivat sen mukaan, kuinka monesta lähdepopulaatiosta yksilöitä risteytettiin: useampien lähdepopulaatioiden käyttö risteytyksissä vähensi jälkeläistuotantoa. Muita vastaavan kaltaisia tutkimuksia, joissa on käytetty erilaista geneettistä alkuperää olevia saman lajin yksilöitä risteytyskokeissa, on tehty esimerkiksi miljoonakalalla (*Poecilia reticulata*). Miljoonakalalla suoritetuissa kokeissa on selvinnyt, että geneettisesti erilaisten yksilöiden risteyttäminen tai geenivirran mahdollistaminen vaikuttavat tulopopulaation tilanteeseen myönteisesti ja kasvattavat sen geneettistä monimuotoisuutta. Luonnonpopulaatioiden tilanne poikkeaa toki täysin laboratorio-oloista, mutta tutkijat korostavat sitä, että kokeet kuitenkin antavat jonkinlaisia ennusteita



Amerikanlammas.  
Kuva: Dean Biggins  
USFWS National Digital Library

mahdollisten toimenpiteiden seurauksista. Niiden antamien tulosten perusteella voidaan arvioida, onko tietyissä tilanteissa olevien luonnonpopulaatioiden (sukusiitos, alhainen yksilömäärä, geenivirran puute) geneettiselle elvytykselle ja geenivirran mahdollistamiselle siirtojen avulla perusteita, vaikka optimaalisesti samankaltaisia yksilöitä ei olisi-kaan tarjolla.

#### 4.6. Metsästyksen ja kalastuksen vaikutus geneettiseen monimuotoisuuteen

Eläinten monet ulkoiset ominaisuudet ovat ainakin osittain periytyviä, joten luonnonpopulaatioiden pitkäkestoinen ja valikoiva hyödyntäminen keräilemällä, metsästäjällä tai kalastamalla vaikuttaa ihmisten suosimien ominaisuuksien yleisyyteen. Valikoiva ja pitkäkestoinen kalastus ja metsästys aiheuttavat siten luonnonpopulaatioihin erityisesti fenotyyppejä eli ulkomuodollisia muutoksia. Tutkijoiden keskuudessa on melko yleisesti hyväksytty myös se, että geneettisiä ja evolutiivisia muutoksia voi ilmaantua populaatioihin tehokkaan ja valikoivan hyödyntämisen seurauksena. Näitä muutoksia on kuitenkin vaikea erottaa luonnonpopulaatioiden fenotyypistä joustavuudesta, joka voi sekin olla hyödyntämisen seuraus. Eläinten valikoivan pyynnin seurauksena populaatioon voi jäädä enemmän yksilöitä, joiden kelpoisuus on keskimäärin muita alhaisempi. Ihmiset haluavat usein metsästää tai kalastaa yksilöitä, joilla on niiden selviytymisen tai lisääntymisen onnistumisen kannalta merkittäviä ominaisuuksia kuten isokokoisia tai komeilla sarvilla varustettuja yksilöitä. Pitkään jatkuva ja valikoiva pyynti vähentää siten esimerkiksi juuri suurikokoisten tai komeasarvisten yksilöiden esiintymistä populaatiossa.

Pelkästään koiraisiin painottuva metsästys voi vaikuttaa populaation rakenteeseen ja sukupuolten lukusuhteisiin. Esimerkiksi metsokoirat (*Tetrao urogallus*) ovat vuosikymmeniä olleet suosittuja metsästysmuistoja Kantabrian alueella Espanjassa, joten koiraisiin painottuvaa metsästystä pidetään yhtenä todennäköisenä osasyynä sille, että yksilömäärä ja geneettinen monimuotoisuus ovat vähentyneet alueen metsopopulaatioissa. Suomessa metso näyttäisi puolestaan olevan geneettisesti melko yhtenäinen koko maassa. Geneettisen monimuotoisuuden määrässä on kuitenkin alueellista vaihtelua

ja se on korkeinta maan koillisosissa todennäköisesti Venäjältä tulevan geenivirran takia. Naalilla (*Vulpes lagopus*) on havaittu Skandinavian populaatiossa geneettisen monimuotoisuuden jonkinasteista vähenemistä metsästyksen aiheuttaman pulonkaulan seurauksena. Metsästyksen intensiteetillä ja ajoittumisella havaittiin olevan vaikutuksia naaraiden toimintaan isokauriilla (*Cervus elaphus*) tehdyssä mallinnustutkimuksessa. Isokaurisnaaraat alkavat metsästyksen tehostumisen myötä lisääntyä tavallista aikaisemmin ja kevyempinä.

Kalastuksen on oletettu pitkään aiheuttavan populaatioihin evolutiivisia muutoksia, jotka ilmenevät yksilöiden ominaisuuksissa esimerkiksi koon tai sukukypsyysien muutoksina. Valikoivan kalastuksen aiheuttamia nopeita, geneettisesti määräytyvien ominaisuuksien muutoksia on havaittu tähän mennessä vain laboratoriotutkimuksissa. Kaloilla on kuitenkin myös luonnonpopulaatioissa havaittu erilaisia fenotyyppejä muutoksia esimerkiksi koossa, jotka ovat mitä todennäköisimmin seurausta tehokalastuksesta. Toistaiseksi on vain vähän tietoa siitä ovatko nämä muutokset geneettisiä vai pelkästään fenotyyppeistä joustavuutta. Czhorlik ym. ovat kuitenkin vastikään havainneet, että Tenojoen lohipopulaatiossa myöhäistä sukukypsyyttä aiheuttavan alleelin frekvenssi on vähentynyt 18 % viimeisen 36 vuoden aikana. Mahdollisia syitä tähän ovat ilmaston lämpeneminen ja suurempiin kaloihin kohdistuva tai saaliskaloja vähentävä kalastus. Valikoivan tehokalastuksen mahdollisesti aiheuttamista geneettisistä ja evolutiivisista seurauksista kertyy koko ajan lisää tietoa, jota voidaan toivottavasti hyödyntää paremmin osana kestävästä kannanhoitoa.

Amerikanlampailla (*Ovis canadensis*) isokokoiset ja suurisarviset pässit ovat naaraiden suosiossa lisääntymisaikana, ja vanhemmilla päseillä sarvet ovat yleensä ehtineet kasvaa suuremmiksi. Isokokoiset ja suurisarviset pässit ovat myös suosittuja saaliita metsästäjien keskuudessa. Coltman ym. osoittivat, että valikoiva ja pitkään kestänyt metsästyspaine kaikkein suurisarvisimpia ja kookkaimpia pässettä kohtaan on aiheuttanut näiden ominaisuuksien vähenemisen tutkitussa populaatiossa. Uudet analyysit samasta populaatiosta osoittavat, että pässien sarvet ovat pienentyneet juuri ihmisten aiheuttaman valintapaineen vaikutuksesta, eivätkä muutokset ole täysin palautuneet metsästyspaineen vähentyttyä.

Suomessa valikoivan metsästyksen on osoitettu vähentäneen lapiosarvisten sonnien osuutta hirven





Karhuemot pentuineen Suomussalmen Martinselkosessa. Kuva: Jouni Aspi.

kannassa sekä pienentäneen sarvien kokoa. Alaskanhervellä (*Alces alces gigas*) esiintyy samansuuntaisia muutoksia eli metsästystyksen intensiteetin ja valikoinnin kasvaessa sonnien sarvet pienenevät. Populaation tiheydellä ja elinympäristön laadulla on kuitenkin yhtä suuri tai jopa suurempi vaikutus sarvien kokoon alaskanhervellä.

Metsästys voi aiheuttaa muutoksia myös eläinten käyttäytymiseen. Pohjoisamerikkalaisen tutkimuksen mukaan hirvet pystyvät puolustamaan vasaan tehokkaimmin käyttäytymällä aggressiivisesti ja hyökkäävästi susia kohtaan. Skandinaavisten hirtien on osoitettu olevan huonompia puolustamaan vasaan susia vastaan kuin pohjoisamerikkalaisten hirtien. Metsästys on karsinut pohjoismaisesta hirtikannasta tehokkaasti pois aggressiivisesti jälkeläisiään puolustavia yksilöitä, koska täällä käytetään perinteisesti ajavia koiria metsästyksessä ja koiria kohtaan aggressiiviset yksilöt joutuvat helposti metsästäjän saaliiksi. Pohjoismainen koi-

rametsästysperinne on siten todennäköisesti karsinut täältä susia kohti hyökkääviä hirtviä.

Karhuillakin (*Ursus arctos*) on havaittu metsästyksestä aiheutuneita käyttäytymisen muutoksia Ruotsissa, jossa lainsäädännön mukaan pentujen kanssa kulkevia naaraia ei saa ampua. Pidempään pentujaan hoivaavat naaraat ja niiden pennut saavat tämän vuoksi selvän selviytymisedun. Osa naaraista hoivaa pentujaan edelleen lyhyemmän aikaa ja tämän arvioidaan mahdollisesti liittyvän siihen, että karhunaaras saa uudet pennut vasta edellisten vieroituksen jälkeen. Pidempiaikainen hoiva voi vähentää naaraan elinaikanaan tuottamien jälkeläisten määrää, mutta toisaalta pidempi hoiva-aika kasvattaa sen omaa hengissä selviämisen todennäköisyyttä. Tutkijoiden mielestä nämä tekijät selittävät pidempiaikaisen hoivan hyödyllisyyttä, koska sen vaikutus kelpoisuuteen on keskimäärin positiivinen.

Kalastuksen vaikutuksia on tutkittu myös laboratorio-olosuhteissa simuloimalla luonnonolosuhteissa tapahtuvaa valikoivaa yksilöiden poistumista populaatiosta. Seeprakalojen (*Danio rerio*) laboratorio-kokeessa on havaittu, että valikoiva kalastus isoja yksilöitä kohtaan aiheuttaa laaja-alaisia ja nopeasti ilmaantuvia muutoksia populaatioihin. Muutokset ilmenivät yksilöiden käyttäytymisessä sekä elinkierto- ja geneettisissä ominaisuuksissa. Isoa kokoa suosiva kalastus aiheutti seeprakaloilla erilaisten geenien ilmentymiseen muutoksia jo muutamien sukupolvien kuluttua, ja nämä muutokset vaikuttivat juuri kelpoisuuden kannalta tärkeisiin ominaisuuksiin kuten kasvuun. Miljoonakalalla on havaittu samansuuntaisia vaikutuksia, eli isoa kokoa suosiva kalastus aiheuttaa muutoksia yksilöiden geneettisesti määräytyviin ominaisuuksiin.

Eläinten hyödyntämisen vaikutuksista lajeille ja populaatioille saadaan kokonaisvaltaista tietoa vain, jos niitä tutkitaan ja seurataan myös mahdollisten geneettisten muutosten osalta. Lisäksi eläinten kes-

tävä hyödyntäminen ja suojele edellyttävät, että jokaista populaatiota käsitellään omana hoitoyksikönään. Metsästyksessä ja kalastuksessa suositaan usein sellaisia saalislajien ominaisuuksia, jotka periytyvät ainakin osittain jälkeläisille, joten ne voivat siksi hävitä tai harvinaistua populaatiossa.

Kannanhoidollisissa toimenpiteissä täytyy siis ottaa huomioon kalastuksen tai metsästyksen kielteiset seuraukset etukäteen. Kestävä eläinkantojen hyödyntäminen ja siihen tähtäävät kannanhoidolliset toimenpiteet edellyttävät aina laji- ja ominaisuuskohtaista seurantaa, vaihtelevia populaatio- tai lajikohtaisia kiintiöitä sekä geneettisten muutosten seuraamista (esimerkiksi geneettisen monimuotoisuuden määrä ja tehollinen populaatiokoko). Suomessa on lajikohtaisia hoitosuunnitelmia tehty lähinnä Itämeren hylkeille, suurpedoille (ahma, ilves, karhu, susi) ja joillekin riistalajeille (hirvi, peltoppy, taigametsähanhi, metsäkanalinnut). Metsäpeuran ja eri hanhilajien hoitosuunnitelmat ovat tekeillä.

Laulujoutsenpari karkoittaa keväällä muut joutsenet reviiriltään, samoin parvissa esiintyvät hanhet. Paikalliset taigametsähanhet osaavat kuitenkin käyttäytyä taval- la, joka ei herätä joutsenissa aggressioita. Kuva: Timo Helle





## Lähteet

- Abbott ym. 2013  
Adams ym. 2011  
Aguilar ym. 2008  
Allendorf & Leary 1986  
Allendorf & Lundquist 2003  
Allendorf & Hard 2009  
Allendorf ym. 2001  
Allendorf ym. 2008  
Armbruster & Reed 2005  
Arnold & Martin 2010  
Åkesson ym. 2016  
Bargum & Helanterä 2019  
Barone ym. 1994  
Barton 2001  
Bellard ym. 2013  
Benson ym. 2011  
Bijlsma ym. 2010  
Bouzat ym. 2009  
Boyer ym. 2008  
Canestrelli ym. 2017  
Carlson ym. 2014  
Charlesworth & Charlesworth 1987  
Charlesworth & Willis 2009  
Chown ym. 2015  
Chunco 2014  
Chunco ym. 2012  
Coltman 2008a  
Coltman 2008b  
Coltman ym. 2003  
Diez ym. 2012  
Donovan ym. 2010  
Ebert ym. 2002  
Edmands 2002  
Edmands 2007  
Ellstrand & Elam 1993  
Ellstrand & Schierenbeck 2000  
Ellstrand ym. 1999  
Fenberg & Roy 2008  
Fitzpatrick ym. 2010  
Fox & Reed 2010  
Frankham 1996  
Frankham 2003  
Frankham 2005  
Frankham 2015  
Frankham 2016  
Frankham ym. 2010  
Frankham ym. 2011  
Gaggiotti 2003  
Gonzalez ym. 2012  
Grant & Grant 1992  
Hagenblad ym. 2015  
Hard ym. 2008  
Hedrick & Kalinowski 2000  
Hedrick & Fredrickson 2010  
Hedrick & Garcia-Dorado 2016  
Hedrick 2005  
Hedrick ym. 2014  
Heino ym. 2015  
Honnay & Jacquemyn 2007  
Hovick & Whitney 2014  
Huotari ym. 2011  
Hutchings & Fraser 2008  
Ingvarsson 2002  
Ingvarsson & Whitlock 2000  
Jansson ym. 2015  
Johnson ym. 2010  
Kahilainen ym. 2011  
Kansallinen vieraslajistrategia 2012  
Kardos ym. 2015  
Kekkonen ym. 2012  
Keller & Waller 2002  
Kuparinen & Merilä 2007  
Kuparinen & Festa-Bianchet 2016  
Lacy 1997  
Laikre ym. 2013  
Laikre ym. 2016b  
Lamichhaney ym. 2018  
Law 2000  
Law 2007  
Lee 2002  
Leimu ym. 2006  
Leimu ym. 2010  
Li ym. 2016  
Liberg ym. 2005  
Liukkonen-Anttila ym. 2004  
Lynch & Lande 1998  
Madsen ym. 1996  
Madsen ym. 1999  
Madsen ym. 2004  
McQuillan ym. 2008  
Meldgaard ym. 2007  
Mills & Allendorf 1996  
Muhlfeld ym. 2009  
Mysterud 2011  
Nagy & Korpelainen 2015  
Niinikoski & Korpelainen 2015  
Nygrén ym. 2007  
Nyström ym. 2006  
O'Grady ym. 2004  
O'Grady ym. 2006  
Olden ym. 2004  
Ottenburghs ym. 2016  
Palsbøll ym. 2006  
Peterson ym. 2018  
Pfennig 2007  
Pfennig & Simovich 2002  
Phillips & Shine 2004  
Phillips & Shine 2006  
Phillips ym. 2006  
Pigeon ym. 2016  
Pimm ym. 2006  
Proaktor ym. 2007  
Ralls ym. 2018  
Reed 2005  
Reed & Frankham 2003  
Reed ym. 2002  
Reed ym. 2003b  
Reed ym. 2007  
Rhymer & Simberloff 1996  
Rieseberg 1997  
Rieseberg 2009  
Rieseberg ym. 2003  
Rodríguez-Muñoz ym. 2015  
Räikkönen ym. 2006  
Räikkönen ym. 2009  
Räikkönen ym. 2013  
Saccheri & Brakefield 2002  
Sand ym. 2006  
Schmidt ym. 2007  
Shaffer 1981  
Sharpe & Hendry 2009  
Shine 2010  
Spielman & Frankham 1992  
Spielman ym. 2004  
Szulkin & Sheldon 2007  
Tallmon ym. 2004  
Templeton 1986  
Todesco ym. 2016  
Trouwborst ym. 2015  
Uusi-Heikkilä ym. 2015  
Uusi-Heikkilä ym. 2017  
Vakkari ym. 2006  
Van de Walle ym. 2018  
van Wijk ym. 2013  
Vellend ym. 2007  
Vilà ym. 2003  
Vitikainen 2010  
vonHoldt ym. 2016  
Vranckx ym. 2012  
Walther ym. 2009  
Wayne & Shaffer 2016  
Weeks ym. 2011  
Westemeier ym. 1998  
Whiteley ym. 2015  
Whitlock ym. 2000  
Whitlock ym. 2013  
Willi ym. 2007  
Young ym. 1996

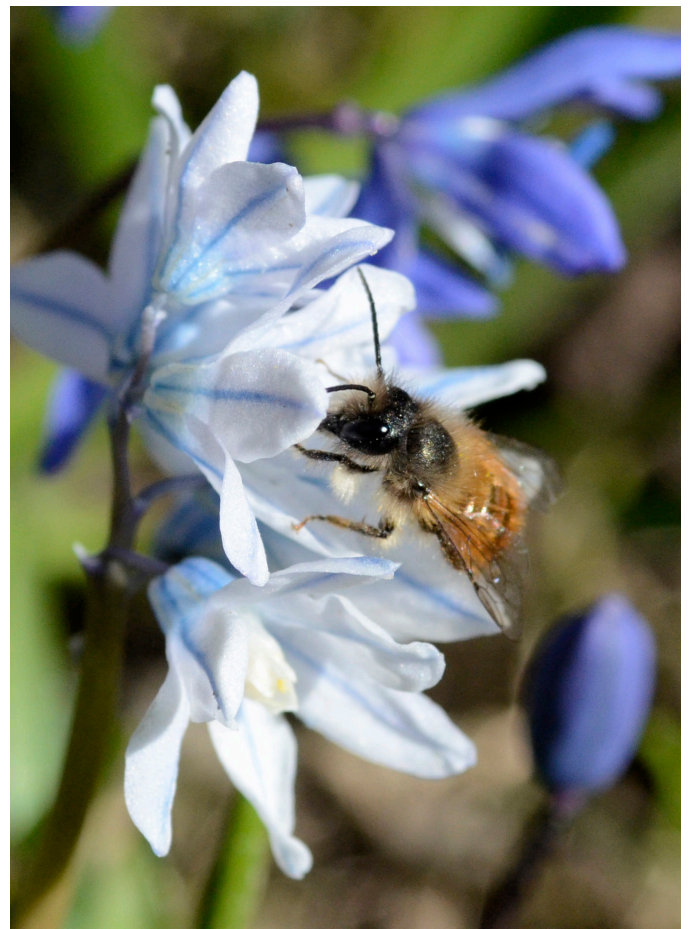
# 5. Geneettinen monimuotoisuus ja ilmastonmuutos

Geneettinen monimuotoisuus vaikuttaa lajien mahdollisuuksiin sopeutua ilmastonmuutokseen. Ilmastonmuutoksen oletetaan vaikuttavan myös populaatioiden ja lajien geneettiseen rakenteeseen. Selkeitä havaintoja ilmastonmuutoksen aiheuttamista evolutiivisista muutoksista on kuitenkin toistaiseksi vähän tarjolla.

## 5.1 Paikallisten sopeutumien merkitys sopeutumisessa ympäristömuutoksiin

Paikalliset sopeutumat auttavat populaatioita selviytymään omassa elinympäristössään, mutta elinympäristön muuttuessa on sopeuduttava uudelleen. Lajien evolutiivisen potentiaalin puute tai nykyinen geneettinen rakenne voivat olla rajoitteina niiden sopeutumiselle. Leimun ja Fischerin meta-analyysin mukaan kasvien siirtokokeisiin perustuvissa tutkimuksissa paikalliset sopeutumat ovat harvinaisempia kuin yleensä oletetaan ja pienissä populaatioissa niitä esiintyy selvästi vähemmän kuin suurissa. Heidän analyysinsä korostivat populaatiokoon merkitystä paikallisten sopeutumisen syntymiselle ja herättivät epäilystä siitä, onko pienillä populaatioilla yleensä mahdollisuuksia selvittää nopeasti muuttuvissa olosuhteissa. Lajien olisi kyettävä sopeutumaan paikallisella tasolla esimerkiksi ilmastonmuutoksen aiheuttamiin elinympäristöjen muutoksiin. Näihin sopeutumiin voi kuulua esimer-

kiksi fenologisia, ekologisia tai fysiologisia muutoksia, fenotyyppisen joustavuuden muutoksia tai evolutiivisia ja geneettisiä muutoksia. Nykyinen ilmastonmuutos on kuitenkin nopea ja laaja-alaisesti ekosysteemeihin ja moniin ekologisiin prosesseihin



Ilmaston lämpenemisen myötä Suomeen on levinnyt viimeisten vuosien aikana useita hyönteislajeja. Kaakosta levinnyt rusomuurarimehiläinen (*Osmia bicornis*) löytyi Suomesta ensimmäisen kerran 2006 Imatralta, mutta on sittemmin levinnyt ainakin Jyväskylään ja Turkuun saakka. Rusomuurari elää erityisesti puutarhoissa ja pihalla. Kuva: Juho Paukkunen / Luomus.





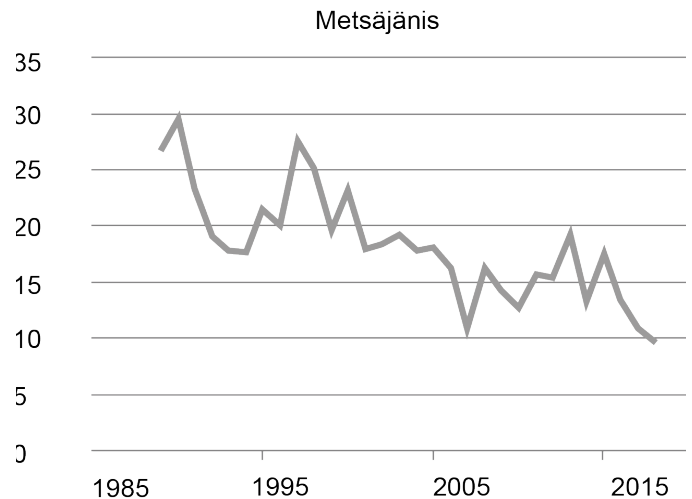
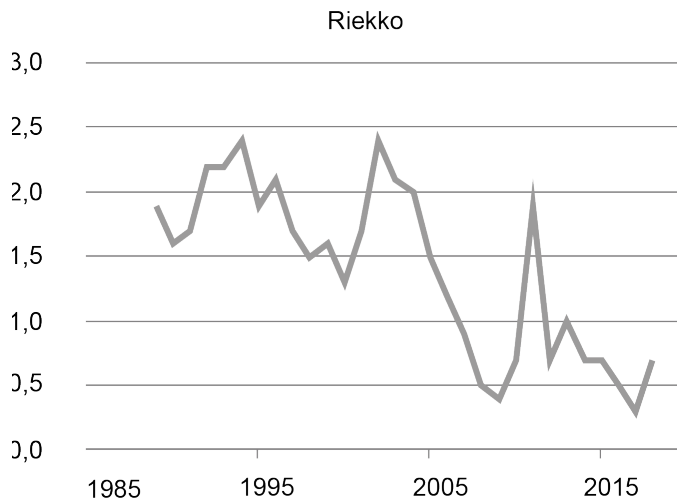
Lehtopöllön värimuodot. Kuva: Petteri Lehikoinen / Luomus.

vaikuttava prosessi. Kaikki lajit eivät välttämättä pysy muutosten vauhdissa mukana. Tähän voi olla syynä riittävän geneettisen muuntelun puuttumisen lisäksi se, että lajien haavoittuvuus ja sietokyky muutoksia kohtaan vaihtelee. Esimerkkinä tästä ovat talviseen lumipeitteeseen sojavarjityksessään sopeutuneet riekko (*Lagopus lagopus*) ja metsäjänis (*Lepus timidus*). Näiden lajien jälki-indeksit (laskentalinjan ylittävien jälkien lukumäärä kymmentä kolmiolinjan kilometriä ja vuorokautta kohti) ovat selvästi laskeneet riistakolmiolaskennoissa viimeisen kolmenkymmenen vuoden aikana: ilmeisesti siksi että näiden lajien sojavarjityksen vuotuinen ajallinen esiintyminen ei ole ehtinyt sopeutua kesoltaan lyhentyneeseen lumipeitteen esiintymiseen.

Geneettiset ja evolutiiviset seuraukset ovat todennäköisiä jossain vaiheessa ilmastonmuutoksen edetessä, koska lajien elinympäristöt muuttuvat paikoittelun rajusti ja samalla lajien levinneisyysalueet siirtyvät. Historiallisten aineistojen avulla voidaan yrittää arvioida sitä, onko nykyisillä lajeilla mahdollisuus sopeutua tuleviin elinympäristömuutoksiin. Mikäli

lajien sopeutuminen elinympäristöjen muutoksiin ei onnistu populaatiotasolla, on niiden sukupuuton välttämiseksi levittäydyttävä uusille sopivammille elinalueille. Tämäkään ei tietenkään kaikilta lajeilta onnistu joko niiden ominaisuuksien takia tai siksi, että sopivia alueita ei ole enää tarjolla.

Ilmastonmuutos voi myös hyödyttää joitain lajeja. Suomessa on havaittu, että eräät perhosten ominaisuudet, kuten hyvä liikkumiskyky tai ravinnonkäyttö, ovat suoraan yhteydessä siihen, kuinka todennäköisesti tietty laji on laajentanut levinneisyyttään maassamme ilmastonmuutoksen seurauksena. Toisaalta levittäytyminen Suomeen ei välttämättä ole osoitus hyötymisestä. Moni laji myös vetäytyy pois entisen levinneisyysalueen joistain muista osista, kun olosuhteet muuttuvat. Ilmastonmuutoksesta hyötävien lajien määrä tulee todennäköisesti olemaan pienempi kuin siitä kärsivien, koska elinympäristöjen muutokset ovat niin laajoja ja nopeita, että ne johtavat todennäköisesti monen lajin kohdalla elintilan kapenemiseen. Esimerkiksi eräiden Euroopan arktisilla ja alpiinisilla alueilla tavattavien



Riekon ja metsäjäniksen populaatiokokoa kuvastava koko maan jälki-indeksien keskiarvot riistakolmiolaskennoissa vuosina 1989–2018. Kuvat: Pekka Helle.

akvaattisten hyönteislajien osalta on ennustettu, että elintilan kapeneminen vähentää näiden lajien geneettistä monimuotoisuutta ja uhkaa samalla niiden olemassaoloa ja siten alueen lajijärjestyksiä. Arktisilla ja alpiinisilla alueilla nykyään tavattavien kasvilajien geneettisessä rakenteessa ennustetaan tapahtuvan muutoksia ilmastomuutoksen takia, ja geneettistä monimuotoisuutta menettävät todennäköisesti eniten ne lajit, joilla ei ole mahdollisuuksia levittäytyä pitkiä matkoja.

Monella alueella lajien elintila kapenee usein ihmistoiminnan seurauksena. Pienentyvät ja pirstoutuvat populaatiot ovat jo itsessään uhka lajien geneettiselle muuntelulle, mutta ilmastomuutos aiheuttaa lisää haasteita eliöiden geneettisen monimuotoisuuden suojelun kannalta. Elinympäristöjen pirstoutuminen ja siitä seuraava populaation yksilömäärän lasku aiheuttavat negatiivisia geneettisiä seurauksia lajille. Ilmastomuutos voi edelleen pahentaa populaatioiden tilannetta pirstoutuneissa elinympäristöissä yhdessä geneettisten haittojen kanssa erityisesti kasveilla, jotka eivät pääse pakenemaan parempiin olosuhteisiin. Japanilaisessa tutkimuksessa havaittiin, että joidenkin kasvilajien geneettinen monimuotoisuus on yhteydessä fenologiaan (eli niiden vuodenaikaisuuteen) ja kykyyn vastata lämpötilan heilahteluihin. Geneettinen monimuotoisuus parantaa siten ainakin näiden lajien mahdollisuuksia sopeutua ilmastomuutokseen.

Monissa lajeissa ilmastomuutoksen vaikutukset näkyvät jo nyt. Kanadanilveksen (*Lynx canadensis*)

geneettinen monimuotoisuus on jo vähentynyt lajin levinneisyysalueen eteläisessä osassa Kanadassa. Lisäksi geneettinen erilaistuminen on lämpenevän ilmaston seurauksena kasvanut populaatioiden välillä, koska kyseisellä alueella on lajille sopivia elinympäristöjä yhä vähemmän tarjolla. Lehtopöllöllä (*Strix aluco*) höyhenpiteen väri on periytyvä ominaisuus ja se on tavallisimmin harmaa, mutta Suomessa ennen harvinainen ruskea värimuoto on yleistynyt todennäköisesti lämpötilan nousun sekä leutojen ja vähälumisten talvien yleistymisen vuoksi.

## 5.2 Geneettisen monimuotoisuuden suojelu ja ilmastomuutos

Lajien tehokkaaksi suojelemiseksi ilmastomuutoksen aiheuttamilta haitoilta uhanalaisimmat populaatiot tulisi tunnistaa ajoissa. Tätä varten hyödyllisiä tietoja ovat esimerkiksi elinympäristömuutosten laatu tietyllä alueella, geneettisen monimuotoisuuden määrä populaatioissa, eri lajien sietokyvyn aste muutoksia kohtaan sekä ennusteet siitä, miten ihmisten toteuttamat suojelutoimet vaikuttavat paikallisella tasolla. Lisäksi on hyödyllistä tutkia ja arvioida sitä, millä tavalla eri lajien tai populaatioiden geneettinen monimuotoisuus ja rakenne muuttuvat ilmastomuutoksen seurauksena. Yksilöiden, populaatioiden tai mahdollisesti jopa kokonaisten lajien



aktiivinen siirtäminen suotuisampiin elinympäristöihin tai niiden omaehtoisen muuttoliikkeen mahdollistaminen voivat olla varteenotettavia toimenpiteitä, kun populaatioiden geneettistä monimuotoisuutta ja sopeutumiskykyä pyritään ylläpitämään tulevaisuudessa. Siirtämisen vaikutuksia on arvioitava ekologisten vaikutusten lisäksi geneettisellä tasolla tapauskohtaisesti, jotta vältetään haitallisilta seurauksilta ja maksimoidaan toimenpiteen hyödyt.

Avustettu geenivirta tarkoittaa yksilöiden tai leviämien siirtämistä ihmisen toimesta lajin levinneisyysalueen sisällä olevien pirstoutuneiden populaatioiden välillä, jotta populaatiot säilyisivät sopeutumiskykyisinä muutoksia, erityisesti ilmastomuutoksen seurauksia silmällä pitäen. Lajin le-

vinneisyysalueen eri osissa populaatioiden tilanne on erilainen monessa suhteessa, joten tietyt populaatiot voivat olla paremmin sopeutuneita ilmastomuutoksen vaikutuksiin tai niillä on muita parempi sopeutumispotentiaali. Näiden yksilöiden siirtäminen muualle voi ehkäistä haitallisia vaikutuksia niissä populaatioissa, jotka tarvitsevat uutta geneettistä materiaalia sopeutuakseen ilmastomuutoksen vaikutuksiin. Avustettu leviäminen on avustettua geenivirtaa laajempi toimenpide, koska siihen kuuluu yksilöiden siirtäminen lajin luontaisen elinalueen sisällä tai jopa kokonaan sen ulkopuolelle. Kasvien etäsuojelua tutkineessa hankkeessa on laadittu suomenkieliset avustetun leviämisen soveltuvuuden arviointiperusteet ([https://www.luomus.fi/sites/default/files/files/am-criteria\\_310113.pdf](https://www.luomus.fi/sites/default/files/files/am-criteria_310113.pdf)).

## Lähteet

- Abbott ym. 2013  
Aguilar ym. 2008  
Aitken & Whitlock 2013  
Aitken ym. 2008  
Allendorf ym. 2001  
Alsos ym. 2012  
Bálint ym. 2011  
Chen ym. 2011  
Chunco 2014  
Davis & Shaw 2001  
Dawson ym. 2011  
Diez ym. 2012  
Doi ym. 2010  
Ellstrand & Elam 1993  
Franks & Hoffmann 2012  
Garroway ym. 2010  
Gienapp ym. 2007  
Hellmann ym. 2008  
Hereford 2009  
Hewitt 2000  
Hewitt 2004  
Hoegh-Guldberg ym. 2008  
Hoffmann & Sgrò 2011  
Honnay & Jacquemyn 2007  
Hughes 2000  
Hällfors 2013  
Hällfors ym. 2014  
Karell ym. 2011  
Kawecki & Ebert 2004  
Koen ym. 2014  
Leimu & Fischer 2008  
Leimu ym. 2006  
Leimu ym. 2010  
Mallet 2005  
Mallet 2007  
Mallet 2008  
Merilä & Hendry 2013  
Merilä 2012  
Parmesan 2006  
Parmesan & Yohe 2003  
Parmesan ym. 1999  
Pauls ym. 2013  
Pöyry ym. 2009  
Rahel & Olden 2008  
Rahel ym. 2008  
Reusch & Wood 2007  
Rhymer & Simberloff 1996  
Scheffers ym. 2016  
Seehausen 2004  
Sgrò ym. 2010  
Somero 2012  
Thomas & Lennon 1999  
Thomas ym. 2004  
Thuiller ym. 2005  
Thuiller ym. 2011  
Todesco ym. 2016  
Visser 2008  
Vranckx ym. 2012  
Walther ym. 2002  
Walther ym. 2009  
Weeks ym. 2011  
Willi 2006  
Williams ym. 2008  
Young 1996

## 6. Etäsuojelu ja geneettinen monimuotoisuus

Lajien suojelua voidaan edistää ihmisten avustamana luontaisten elinalueiden ja elinympäristöjen ulkopuolella esimerkiksi puutarhoissa tai eläintarhoissa, jolloin puhutaan etäsuojelusta eli ex situ-suojelusta. Etäsuojelun perimmäinen tarkoitus on aina se, että suojelussa olevia yksilöitä voitaisiin jossain vaiheessa palauttaa takaisin luontoon lajien omiin elinympäristöihin. Mikäli luonnonpopulaatiota pyritään elvyttämään tuomalla siihen uusia yksilöitä joko vankeudesta tai muista lajin luonnonpopulaatioista, on olennaista tuntea suojeluun tarkoitettun populaation ja uusien yksilöiden geneettinen rakenne riittävän tarkasti, ettei aiheuteta tarpee-

tonta haittaa ristisiitosrasitteen muodossa. Lisäksi on varmistuttava siitä, että siirrettävät yksilöt ovat samaa taksonia kuin kohdepopulaatio esimerkiksi DNA-viivakoodauksen avulla.

Tarhaaminen voi kuitenkin olla haasteellista luontoon palauttamisen kannalta, sillä yksilöt sopeutuvat etäsuojelussa usein luonnonoloista poikkeaviin olosuhteisiin kuten eläintarhoihin tai kasvihuoneisiin. Esimerkiksi kirjolohella (*Oncorhynchus mykiss*) on osoitettu, että viljelylaitoksissa kasvattaminen muutaman sukupolven ajan alentaa merkittävästi luontoon vapautettujen yksilöiden lisäänty-

Madeiranpihlaja (*Sorbus maderensis*) on Madeiralle endeeminen eli kotoperäinen laji. Vuoden 2010 metsäpalot hävittivät lajin ainoat kallioilla luonnonpuistossa kasvavat yksilöt. Oulun yliopiston kasvitieteellisen puutarhan mikrolisäyslaboratoriossa on mikrolisäty madeiranpihlajaa ja lajin taimia on viety Madeiralle takaisin luontoon istutettavaksi 250 kappaletta vuosina 2014–2015. Kuva: Jouni Aspi.





mismenestystä. Kirjoloheella jopa yhden sukupolven ajan kestänyt laitoskasvatus voi saada aikaan kelpoisuuden huomattavan alenemisen luonnonoloissa. Yksilöiden geneettistä sopeutumista etäsuojelussa voidaan pyrkiä estämään monin tavoin. Tärkeintä on lyhentää tarhassa tai muissa kasvatusoloissa vietettyä aikaa, ja pitää olosuhteet niin luonnonmukaisina kuin mahdollista. Geneettistä monimuotoisuutta voidaan ylläpitää etäsuojelupopulaatioissa, kun huolehditaan siitä, että i) kasvatuksessa olevat yksilöt eivät ole sukua toisilleen, ii) vain valittujen yksilöiden annetaan lisääntyä kasvatuksessa ja iii) yksilömäärä pidetään koko ajan riittävän suurena ennen luontoon palauttamista. Etäsuojelu ei kuitenkaan ole erityisen kustannustehokasta toimintaa, eikä suojeltuja populaatioita aina seurata toimenpiteen jälkeen luonnossa riittävästi etenkin geneettisesti. Seuranta olisi tärkeää, jotta toimenpiteen vaikutuksia olisi mahdollista arvioida kattavasti ja asettaa uusia tavoitteita. Lajien suojelu niiden alkuperäisissä elinympäristöissä eli in situ -suojaus onkin ensisijainen keino, jota voidaan tarvittaessa tukea etäsuojelun keinoin.

Kansainvälinen luonnonsuojeluliitto listaa erilaisia käsitteitä, jotka koskevat yksilöiden siirtämistä alueelta ja populaatiosta toiseen. Näitä erilaisia termejä käytetään julkaisuissa hyvinkin vaihtelevasti ja joskus joitain niistä käytetään joko tarkoituksella tai tahattomasti toistensa synonyymeinä. Hällfors ym. löysivät 40 erilaista termiä, jotka käsittelevät lajien siirtämistä, ja niille löytyi yhteensä 70 erilaista mää-

ritelmää. Tällaiset käsitteiden päällekkäisyydet tai monitahoiset määritelmät aiheuttavat sekaannuksia ja ne voivat pahimmassa tapauksessa vaarantaa suojelutoimenpiteiden onnistumisen, joten termien käytössä painotetaan tarkkuutta.

Siirtäminen on yleiskäsite, jolla tarkoitetaan yksilöiden ja/tai populaatioiden siirtämistä paikasta (luonnosta tai vankeudesta) tai populaatiosta toiseen. Siirtäminen voi olla myös tahatonta, joten luonnonsuojelussa esitetään käytettäväksi termiä luonnonsuojelullinen siirtäminen. Termillä siirtoistutus tarkoitetaan yksilöiden siirtämistä lajin tunnetun elinalueen ulkopuolelle. Se eroaa palautusistutuksesta, jolla tarkoitetaan yksilöiden palauttamista lajin alkuperäiselle elinalueelle, josta se on hävinnyt. Vahvistusistutuksella voidaan yrittää parantaa pienentyneen populaation geneettistä tilannetta tai yleensä kasvattaa yksilömäärää alkuperäiselle tai ainakin paremmalle tasolle tuomalla populaatioon uusia yksilöitä muualta. Siirrot voivat toimia lajien suojelussa, mutta ovat yhä kiisteltyjä menetelmiä, koska eliöiden ja samalla niiden geenien siirtämiseen alueelta toiselle liittyy ekologisten riskien lisäksi lainsäädännöllisiä haasteita ja filosofis-eettisiä kysymyksiä alkuperäisluonnon arvoista. Yksilöiden tarkoituksellisen siirtämisen tai itsenäisen leviämisen mahdollistamisen täytyy olla tarkoin harkittua ja suunniteltua. Lisäksi mahdollisia ongelmia tulee arvioida etukäteen geneettiseen tietoon pohjautuvien ennusteiden avulla, jotta hyviä tuloksia on mahdollista saavuttaa.

## Lähteet

Aitken & Whitlock 2013  
Araki ym. 2007  
Aspi 2015  
Christie ym. 2012  
Edmands 2007  
Fitzpatrick ym. 2016  
Frankham 2008  
Frankham 2015  
Frankham ym. 2010  
Frankham ym. 2011  
Frankham ym. 2012  
Hedrick & Fredrickson 2010  
Hereford 2009  
Hoegh-Guldberg ym. 2008  
Hällfors ym. 2014

IUCN 1987  
IUCN 2013  
Kronenberger ym. 2017  
Laaka-Lindberg ym. 2018  
Leimu & Fischer 2008  
Miranto 2017  
Pekkala ym. 2012  
Ralls ym. 2018  
Sgrò ym. 2010  
Thomas ym. 2013  
Weeks ym. 2011  
Whiteley ym. 2015  
Willi ym. 2007  
Williams & Hoffman 2009  
Witzenberger & Hochkirch 2011

# 7. Suomen lajisto ja geneettinen monimuotoisuus

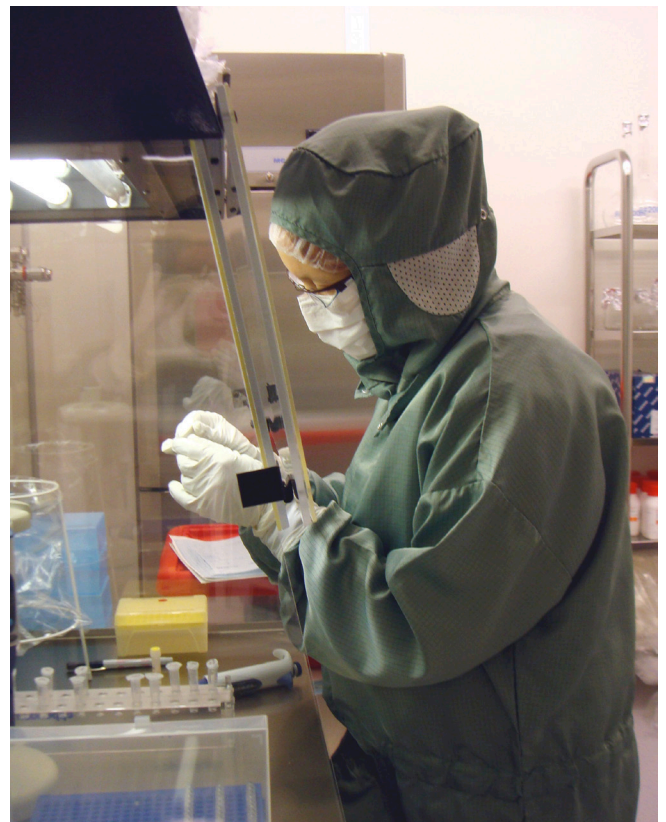
Suomessa arvioidaan esiintyvän noin 48 000 eukaryoottista eliölajia. Lajistosta ja havainnoista on tietoa saatavilla [Suomen Lajitietokeskuksen](#) kautta. Suomessa esiintyvistä Euroopan unionin luonto- ja lintudirektiiveihin kuuluvista lajeista saa ajantasaisinta tietoa [ympäristöhallinnon verkkosivuilta](#). Luontodirektiivin liitteen IV lajien (pois lukien lepakot) elinympäristöistä, elintavoista, uhkista ja suojelun toteutuksesta käytännössä löytyy tietoa lisäksi [Niemisen ja Aholan julkaisusta](#). [Suomen luonnonvaraisen kasvien etäsuojeluhankkeessa \(ESCAPE\)](#) on julkaistu kasvien ja sammalten etäsuojelusta verkosta ladattavat oppaat, joissa käsitellään etäsuojeluun kuuluvia toimenpiteitä ja esitellään suojelussa olevia lajeja.

Suomen lajien uhanalaisuutta eli niiden häviämiskärsiä arvioidaan säännöllisesti. [Viimeisimmän uhanalaisuusarvioinnin tulokset on juuri julkaistu](#). Tuloksia voi tarkastella [Suomen Lajitietokeskuksen verkkopalvelun](#) kautta.

Seuraavassa osassa käsitellään niitä maassamme esiintyviä lajeja, joiden geneettisestä monimuotoisuudesta on tällä hetkellä saatavilla tutkimustietoa.

## 7.1 Suomalaisen lajiston erityispiirteet

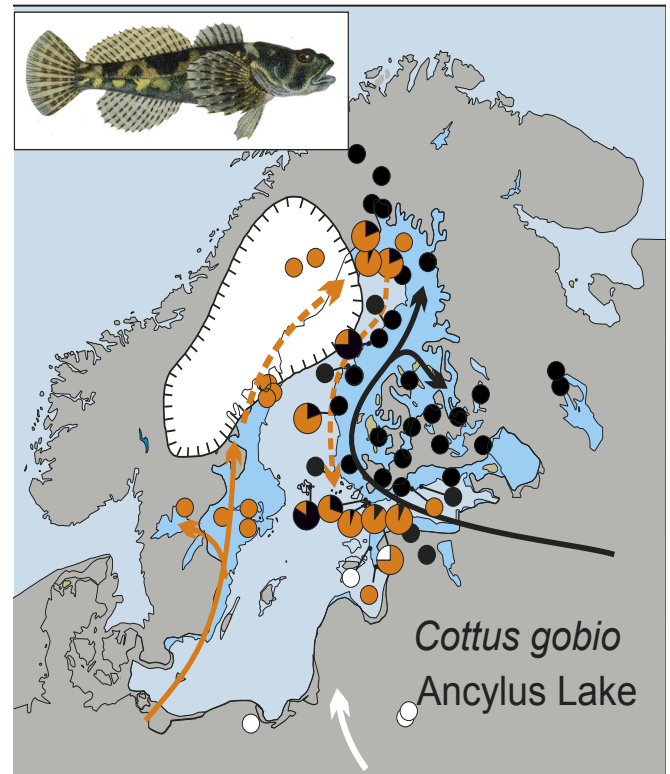
Nykyinen geologisen ajanlaskun kausi, *kvartääri-kausi*, jakautuu moniin jääkausiin eli *glasiaaleihin*, joiden välisiä lämpimiä välivaiheita kutsutaan *interglasiaaleiksi*. Suomessa viimeisimmät jääkaudet jaotellaan Elster-, Saale- ja Weiksel-jääkausiin ja näiden välisiin lämpimiin ajanjaksoihin, jotka ovat kaikki muokanneet maaperäämme erityisellä tavalla. Jääkaudet ja niiden jälkeiset tapahtumat ovat vaikuttaneet merkittäväällä tavalla Euroopan nykyiseen lajistoon. Jääkaudet ovat muokanneet sekä lajiston koostumusta että lajien ominaisuuksia. Lajien geneettinen rakenne ja nykyiset levinneisyysalueet ovat myös osaltaan jääkausien aikaisten ja jälkeisten tapahtumien muokkaamia. Eurooppa on pinnanmuodoiltaan vaihtelevaa aluetta ja täällä on useita vuoristoja, joten lajien levinneisyysalueet ovat osaltaan seurausta näistä tekijöistä. Eurooppaa ympäröivät meret ovat vaikuttaneet pinnanmuotojen lisäksi omalta osaltaan lajien levinneisyysalueisiin niin jääkausien aikana kuin niiden jälkeen. Viimeisen jääkauden huippukohdan aikaan Euroopassa sijaitsi useilla alueilla refugioita eli jäättömiä alueita. Nämä alueet mahdollistivat lajien selviytymisen kylmien ajanjaksojen läpi. Tutkimukset osoittavat, että erityisesti Italiassa, Pyreneiden niemimaalla ja Balkanin alueella on ollut tällaisia jäättömiä alueita. Viimeisen jääkauden loputtua jää alkoi vetäytyä,



Eeva Jansson työskentelemässä muinais-DNA laboratoriossa historiallisten susinäytteiden parissa. Kuva: Alexander Kopatz



Kivisimpun (*Cottus gobio*) erilliset läntinen ja itäinen refugiolinja saapuivat Itämeren alueelle eri suunnista Ancylysjärven aikaisemman makeanveden vaiheen aikana, ja nämä puhtaat kannat jäivät eristykseen Ruotsin ja Suomen järviin. Mannerjään vetäytyttyä läntinen ja itäinen linja kohtasivat pohjoisessa ja sekoittuivat risteymäpopulaatioksi. Näiden geneettisesti monimuotoisempien kalojen on arveltu leviittäytyneen pitkin Itämeren rannikkoja; mahdollisesti suolaisen Litorinakauden jälkeen. Symbolit kuvaavat kolmen erilaisen mtDNA-linjan osuuksia nykyisissä kivisimpuissa. Kuva: Tytti Kontula.



joten lajien oli mahdollista laajentaa levinneisyytään muualle Eurooppaan. Jokaisella lajilla on sille ominainen leviämiskyky, joten uusille alueille kulkeuduttiin joko hitaammin tai nopeammin. Sillä on myös ollut vaikutusta lajin leviittäytymiseen uusille alueille, missä kohdassa jäätöntä aluetta laji on elänyt eli pohjoiseen leviäminen on kestänyt todennäköisesti hyvin etelästä pidemmän aikaa. Lajien on havaittu leviittäytyneen uusille alueille hieman vaihtelevina aikoina ja osittain erilaisia reittejä pitkin, ja näistä leviittäytymistapahtumista ovat todisteena jäljet lajien DNA:ssa.

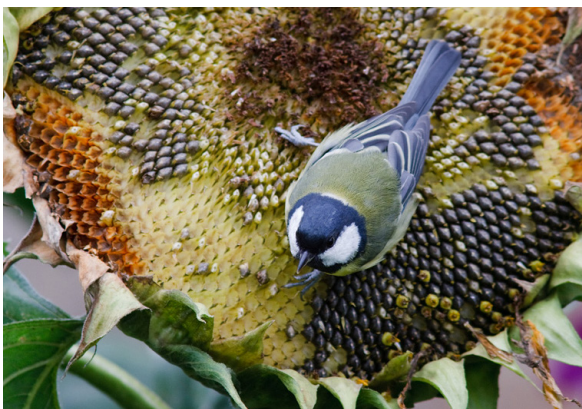
Jääkausilla on ollut mittavia ja omaleimaisia vaikutuksia maailman suurimpaan murtovesialtaaseen eli Itämereen ja sen lajistoon. Itämeren kehityksessä ovat vaihdelleet järvi- ja merivaiheet, jotka ovat vaikuttaneet samalla Suomen maaperään. Itämeren nykyinen lajisto on käynyt läpi lyhyen evoluutiivisen historiansa aikana monenlaisia geneettisiä muutoksia ja sopeutunut alueella vallinneisiin olosuhteisiin. Itämeren kehitys alkoi Baltian jääjärven muodostuttua noin 13 000 vuotta sitten, joka

muuttui Yoldiamereksi. Yoldiameren kurouduttua umpeen muodostui Ancylysjärvi ja tämän jälkeen kehittyneen suolaisen Litorinameren kautta lopulta nykyisenkaltainen Itämeri. Itämeren lajisto on geneettisesti erityislaatuinen ja tarkennettua suojelua edellyttävä kokonaisuus.

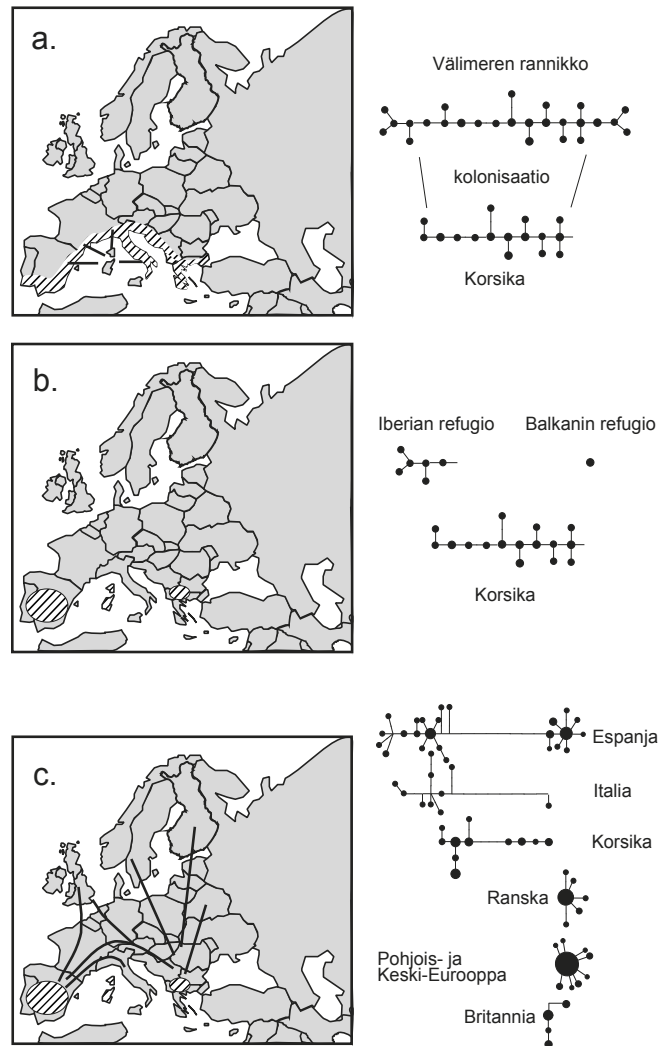
Jääkausien aikana esiintyneet jäättömät alueet ovat vaikuttaneet vahvasti niissä tavattavien lajien elämään ja samalla niiden geneettiseen rakenteeseen. Jäättömät alueet ovat lisäksi olleet merkittävässä osassa määrittämässä lajien liikkeitä jäiden sulamisen jälkeen. Useat Euroopan pohjoisissa osissa nykyään tavattavat lajit ovat todennäköisesti leviittäytyneet Pyreneiden ja Balkanin alueilta. Siili (*Erinaceus europaeus*) on esimerkiksi levinnyt useilta eteläisiltä elinalueilta pohjoiseen Eurooppaan. Kivisimppu (*Cottus gobio*) on puolestaan levinnyt pohjoiseen Eurooppaan kolmen erillisen leviämistapahtuman seurauksena eri alueilta, mikä näkyy lajilla edelleen vahvasti maantieteellisenä erilaistumisena ja kolmena erillisenä geneettisenä linjana. Metsäkuusi (*Picea abies*) on todennäköisesti leviittäytynyt Eurooppaan monelta jäättömältä alueelta, mitä osoittaa lajin nykyisessä geneettisessä rakenteessa esiintyvä maantieteellinen muuntelu.

Talitiaisen (*Parus major*) leviittäytymistä Suomeen viimeisen jääkauden jälkeen on selvitetty useassa

Talitiainen. Kuva: Pekka Malinen / Luomus.



Sinitiaisen leviämishistoria. Sinitiaisen pleistoseenikauden levinneisyys ja jääkauden jälkeiset leviämisreitit, sekä niiden oletetut vaikutukset lajin haplotyyppipuihin. (a) Sinitiaisen levittäytyneenä Välimeren rannikkoa pitkin ja etäisyysisolaation muodostuminen. Korsikan saari asutettiin useissa aalloissa mantereen lähimmistä osista. (b) Viimeisen jäätiköitymisvaiheen aikana sinitiaisen vetäytyi kahteen mannermaan refugioon, mutta selvisi myös Korsikassa. Iberian niemimaan suurempi refugio säilytti enemmän geneettistä muuntelua kuin Balkanin niemimaan pienempi. (c) Jääkauden jälkeen sinitiaisen asutti eteläisen Espanjan, etelä-Ranskan ja Italian (mahdollisesti myös Brittein saaret) Iberian refugiosta. Pohjois- ja Keski-Euroopan sinitiaisen asutti Balkanin alueelta, ja levittäytymiseen liittyi nopea populaation kasvu. Toissijainen kosketusvyöhyke syntyi Espanjaan ja Ranskaan. Kuva: Laura Kvist.



tutkimuksessa. Tutkimukset antavat viitteitä sen oletuksen puolesta, että talitiainen olisi selviytynyt viimeisen jääkauden aikana Välimerellä yhdellä alueella, josta se levittäytyi muualle Eurooppaan. Sinitiaisen (*Cyanistes caeruleus*) leviämishistoriaa viimeisen jääkauden jälkeen on myös tutkittu Suomessa paljon. Euroopassa esiintyvien alalajien on osoitettu selvinneen viimeisen jääkauden aikana ainakin kahdella toisistaan eristäytyneellä jäätömällä alueella ja pohjoiseen Eurooppaan laji on todennäköisimmin levinnyt Balkanin alueelta.

## 7.2 Geneettiseen monimuotoisuuteen liittyvää tutkimustietoa Suomen lajistosta

Eri geneettisillä markkereilla saatava geneettisten monimuotoisuuden tunnuslukujen suuruusluokka vaihtelee eri markkerityypeillä niiden erilaisen mutaatiotaajuuksien takia, joten ne eivät ole keskenään vertailukelpoisia. Geneettisen monimuotoisuuden määrään vaikuttavat useat vuorovaikutuksessa keskenään olevat evolutiiviset voimat, joten teoreettiselta pohjalta geneettisen muuntelun määrää on vaikea ennustaa. Usein geneettisen muuntelun määrää tutkimuksissa luonnehdittaessa tyydytään vain vertaamaan samankaltaisissa tai lähisukuisissa samanlaisilla markkereilla havaitun geneettisen muuntelun määrää. Suomen lajiston geneettistä monimuotoisuutta esittelevässä koosteessa ei myöskään ole esitetty monimuotoisuuden tai populaati-

oiden erilaistumisen tunnuslukujen kvantitatiivisia arvoja vaan siinä on tyydytty käyttämään kirjoittajien käyttämiä luonnehdintoja niistä.

### 7.2.1 Nisäkkäät

Liito-oravan (*Pteromys volans*) Suomen populaatiot ovat geneettisesti erilaistuneita, mikä johtuu todennäköisesti populaatioiden välisen muuttoliikkeen ja geenivirran vähenemisestä. Lisäksi populaatioiden välillä on eroja geneettisen monimuotoisuuden määrässä. Esimerkiksi Vaasan liito-oravapopulaatio on monimuotoisempi kuin Pietarsaaren, Byrkön ja Eugmon populaatiot. Liito-oravalla erityisesti naarasjälkeläiset levittäytyvät pois vanhempiensa reviiriltä omille elinalueilleen niin geneettisen aineiston kuin kenttätutkimustenkin perusteella. Nuorten yksilöiden on havaittu löytävän uusia sopivia elinalueita pitkien, jopa lähes 10 kilometrin matkojen päästä ja liikkuvan myös epäsuotuisien





Liito-orava. Kuva: Pauliina Järvinen

elinympäristöjen läpi. Lajille soveltuvien elinympäristöjen suojelu on ensisijaisen tärkeää, jotta nuorille yksilöille on riittävästi elintilaa tulevaisuudessa. Soveltuvien elinympäristöjen säilyttämisellä ja niiden yhtenäisyyden ylläpitämisellä voidaan edesauttaa muuttoliikkeen ja geenivirran kasvua tai ainakin auttaa säilyttämään niiden taso nykyisellään.

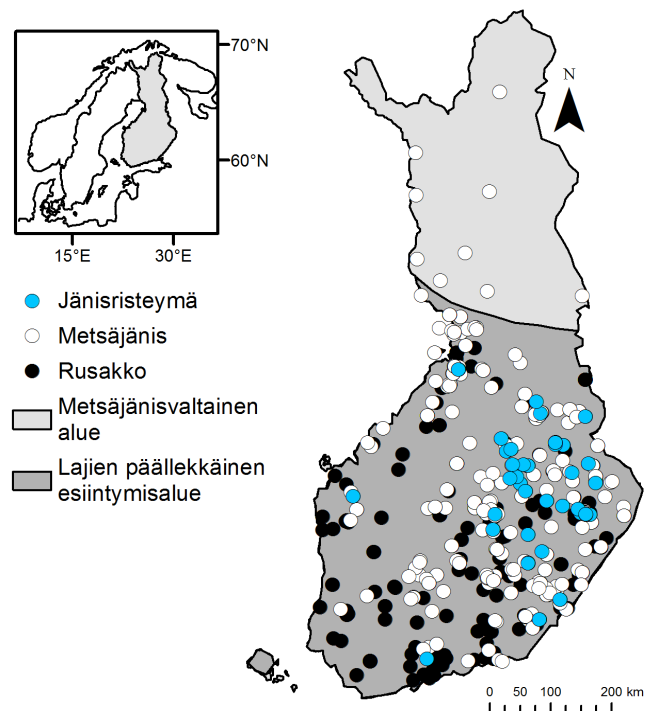
Naalin kokoelmanäytteiden analysoinnit ovat paljastaneet, että lajin geneettinen monimuotoisuus on vähentynyt samalla kuin yksilömäärä on romahtanut metsästyksen seurauksena Suomen, Ruotsin ja Norjan alueella. Skandinavian naalikanta ei ole yhtenäinen geneettisen rakenteensa osalta ja naalit ovat eristäytyneet alueella pieniksi osapopulaatioiksi. Toisaalta naalin geneettisen monimuotoisuuden heikkeneminen ei ole ollut odotetun suuruista ja tähän arvellaan olevan yhtenä syynä geenivirta Venäjän populaatioista pian romahduksen jälkeen. Nykyään naalikantaa uhkaa kilpailu ketun (*Vulpes vulpes*) kanssa, joka leviää samoille elinalueille. Naalipopulaatioiden geneettisen erilaistumisen arvellaan kasvavan tulevaisuudessa ilmastonmuutoksen takia, koska jäiden sulaminen vaikuttaa haitallisesti naalien muuttoliikkeeseen. Skandinavian naalipopulaatioiden elvyttämiseksi ja sukupuuton estämiseksi onkin esitetty, että niihin tuotaisiin uusia yksilöitä Venäjän populaatioista. Toisaalta Skandinavian naalipopulaatioiden suojelussa painotetaan kuitenkin huomioimaan niiden geneettinen rakenteellisuus. Naalin luontaisen ravinnon saatavuuden turvaaminen ja kettujen vähentäminen nähdään joka tapauksessa kaikista tärkeimmiksi suojelukeinoiksi, joihin voidaan yhdistää ajoittain esimerkiksi lisäruokintaa.

Suomeen uudelleen levittäytyneen metsäpeuran (*Rangifer tarandus fennicus*) geneettisessä koostumuksessa ei näy merkittävää sekoittumista poron

kanssa, vaikka risteytymistä tapahtuu alalajien välillä. Kainuun ja Karjalan tasavallan alueilla elävät metsäpeurat muodostavat geneettisesti yhtenäisen ryhmän, joka eroaa selvästi niin Suomen poroista kuin itäisemmistä Arkangelin alueen metsäpeuroista. Sen sijaan Kainuun ja Suomenselän osapopulaatiot eivät ole luontaisesti yhteydessä toisiinsa, ja molempien alhainen vasatuotanto sekä pieni koko pitävät edelleen sukupuuton uhkaa yllä. Metsäpeuran merkittävimmät uhkatekijät liittyvät Suomessa metsien käytön ja metsärakenteen muutoksiin. Suomessa on käynnissä [Metsäpeura -LIFE-hanke](#) (2016-2023), jonka tavoitteisiin kuuluu lajin palauttaminen eteläiselle Suomenselälle.

Suomen hirvikannan on osoitettu jakautuvan kolmeen geneettiseen ryhmään, jotka esiintyvät selvästi eri puolilla maata ja joiden kesken on havaittavissa vaihtelevaa geneettistä erilaistumista. Maamme hirvikannan geneettinen rakenne ei alenna sen geneettisen muuntelun tasoa, jonka arvellaan pysyneen korkeana ainakin osaltaan lähialueilta tulleen laajan muuttoliikkeen ja geenivirran takia. Kannanhoidollisessa metsästyksessä tulisikin huomioida hirvikannan geneettinen rakenne, jotta kanta säilyisi elinvoimaisena.

Kartta metsäjäniksen ja rusakon risteytymisestä Suomessa mitokondrion DNA:n perusteella. Kuva: Riikka Levänen.





Liito-oravaemo ja poikaset ovat tulossa pesäpönnöstä ulos pyydystysloukkuun. Sanna Mäkeläinen laittaa poikasille radiolähetinpannat niiden liikkeiden seuraamista varten. Kuva: Pauliina Järvinen

sellä geenivirralla ei todennäköisesti ole vaikutusta metsäjäniksen runsauteen Fennoskandiassa, mutta lajien välisellä suoralla kilpailulla sen sijaan voi olla.

Euroopassa elävät saukot (*Lutra lutra*) jakautuvat geneettisesti toisistaan poikkeaviin osapopulaatioihin, mahdollisesti rajoittuneen geenivirran takia. Suomen ja Ruotsin pohjoisimpien osien saukkokantojen välillä on havaittu selvää geneettistä rakenteellisuutta. Ruotsin saukkopopulaatiot ovat geneettisesti erilaistuneita ja ne eroavat lisäksi suomalaisista saukoista. Suomen puolella elävien saukkojen välillä taas esiintyy enemmän geneettistä sekoittumista, joka todennäköisesti johtuu runsaammasta geenivirrasta. Saukkojen geneettinen monimuotoisuus on korkea Suomessa, vaikkakin geneettisessä koostumuksessa on nähtävissä merkkejä populaation läpikäymästä pullonkaulasta.

Ilveksen Norjan ja Ruotsin populaatioiden sekä Suomen, Viron ja Latvian populaatioiden keskuudessa on geneettistä erilaistumista, rakenteellisuutta ja alhaista geneettistä monimuotoisuutta, joten lajin suojeleminen edellyttää osapopulaatioiden geneettisen rakenteen tuntemista. Ratkiewiczin ym. mitokondriaaliseen DNA:han perustuvassa tutkimuksessa Euroopan ilveskannat jakautuvat maantieteellisesti osapopulaatioihin ja alueen populaatioiden keskuudessa on selkeää vaihtelua geneettisen monimuotoisuuden ja geneettisen erilaistumisen asteen suhteen. Esimerkiksi Skandinavian ja Karpaattien populaatiot ovat selvästi erilaistuneet muista, mutta samaan geneettiseen ryhmään kuuluvien Suomen ja Venäjän populaatioiden välillä on muuttoliikettä kumpaankin suuntaan. Myös toisessa tutkimuksessa on havaittu vastaavaa maantieteellistä rakenteellisuutta, geneettisiä ryhmiä sekä geneettistä, lännen ja idän suuntaista erilaistumista Euraasian ilveksillä. Suomen ilvekset muodostavat geneettisesti yhtenäisen kokonaisuuden, jossa ei näy merkkejä alapopulaatorakenteesta tai geneettisistä rajoista. Suomessa ilvesten geneettinen muuntelu on samaa tasoa muiden Euroopan alkuperäispopulaatioiden kanssa, mutta korkeampaa kuin Skandinavian ilvesten geneettisen muuntelun määrä. Suomen ja Skandinavian ilvesten välinen muuttoliike on vähäistä, vaikka ilveskanta on molemmilla alueilla toipunut ja levittäytynyt takaisin entisille elinalueilleen.

Suomessa on tavattu 13 lepakkolajia ja niistä on todettu, että toisistaan poikkeavat elinympäristövaatimukset edellyttävät, että lajeja käsitellään suojelun suunnittelussa ja toteutuksessa erillisinä kokonaisuuksina. Vesisiipin (*Myotis daubentonii*) Saaristomerren populaatioissa on korkea geneettinen monimuotoisuus ja erilaistuminen selittyy populaatioiden etäisyydellä. Naaraiden välinen geneettinen erilaistuminen on voimakkaampaa kuin koirailta, mikä viittaa siihen, että koiraat levittäytyvät kauemmas.

Euroopassa tavataan useita metsäjäniksen alalajeja. Alppien ja Fennoskandian alueilla esiintyvät alalajit ovat geneettisesti monimuotoisempia kuin Skotlannissa ja Irlannissa tavattavat alalajit. Alppien ja Fennoskandian alalajit ovat geneettisesti samankaltaisia, kun taas Skotlannin ja Irlannin alalajit ovat geneettisesti toisistaan erilaistuneita. Fennoskandiassa metsäjänis ja rusakko (*Lepus europaeus*) risteytyvät ja saavat risteytymiskykyisiä jälkeläisiä. Levänen ym. ovat osoittaneet, että mitokondrion DNA:n perusteella risteytyminen on yleistä. Autosomaalisten SNP-markkereiden perusteella geenivirta vaikuttaa olevan pääosin metsäjäniksestä rusakoon. Kaikissa tutkituissa rusakoissa oli merkkejä risteytymisestä metsäjäniksen kanssa. Lajienväli-



Suomen, Norjan pohjoisosien ja Venäjän luoteisosien karhupopulaatioissa ei ole havaittu merkkejä geneettisestä pullonkaulasta ja geneettinen monimuotoisuus on korkealla tasolla. Myös Suomen ja Itä-Karjalan karhupopulaatioiden välillä on paljon muuttoliikettä ja geenivirtaa. Suomen karhupopulaation levinneisyysalue on alkanut laajentua ja yksilömäärä kasvaa lähialueilta tulleiden uusien yksilöiden ja niiden mukanaan tuoman geneettisen muuntelun avulla. Suomen karhupopulaatiossa näyttää olevan kaksi erillistä lisääntymisyksikköä, jotka ovat kuitenkin levinneisyysalueen laajenemisen myötä alkaneet sulautua toisiinsa.

Ahman (*Gulo gulo*) Ruotsin ja Norjan populaatioissa on erittäin alhainen geneettinen monimuotoisuus, mutta monimuotoisuuden heikkeneminen on saattanut tapahtua jo ennen ihmisten aiheuttamia yksilömäärien romahduksia. Tästä syystä kannan rajoittamista entisestään metsästyksellä ei pidetä suositeltavana. Suomen ahmapopulaation geneettinen monimuotoisuus on Skandinavian ahmapopulaatiota korkeampi, ja Suomen populaatio näyttäisi olevan jakautunut kahteen osapopulaatioon. Pohjoisempi tunturialueen populaatio näyttää kuuluvan Skandinavian populaatioon, mutta eteläisempi metsäahma poikkeaa siitä jonkin verran geneettisesti.

Skandinavian ahmojen koko genomin analyysit ovat osoittaneet lajin tehollisen populaatiokoon laske-  
neen viimeisen 10 000 vuoden aikana. Lajin koko genomin tason monimuotoisuus osoittautui erittäin alhaiseksi (0,05 %), ja keskimääräinen sukusiitoskerroin oli tutkituissa yksilöissä suhteellisen korkea ( $F = 0,089$ ).

Suomen susipopulaation geneettinen monimuotoisuus on ollut korkea pitkäaikaisesta 1900-luvun yksilömäärän taantumasta huolimatta. Alhaisen tehollisen populaatiokoon ja geenivirran vähenemisen on kuitenkin epäilty ennakoivan sukusiitoksen yleistymistä tulevaisuudessa. Suomen susipopulaation geneettisen monimuotoisuuden onkin sitemmin huomattu alentuneen. Suomen susipopulaation yksilömäärä on lisääntynyt pahimman romahduksen jälkeen, mutta geneettisen monimuotoisuuden heikkeneminen viittaa siihen, että populaatioon ei tule riittävästi geenivirtaa Venäjän Karjalan populaatioista. Venäjältä menneisyudessa tulleen geenivirran on ajateltu olleen syynä siihen, että maamme susipopulaatiossa on säilynyt verrattain korkea geneettinen monimuotoisuus, mutta kannan pitkäaikaisen taantumisen seurauksena geneettistä monimuotoisuutta on jonkin verran menetetty. Suomen susipopulaation elinvoimaisuuden ja geneettisen

Ahma. Kuva: Jouni Aspi.



monimuotoisuuden kannalta olisi tärkeää mahdollistaa muuttoliike ja geenivirta Venäjän populaatioista esimerkiksi vähentämällä susien liikkumiselle haitallista toimintaa rajojen läheisyydessä. Suomen susipopulaation kannalta juuri Venäjältä tuleva geenivirta olisi tärkeää, koska siellä susipopulaatioissa geneettisen monimuotoisuuden on todettu olevan korkea. Susien tiedetään välttävän pariutumista lähisukulaisten kanssa, ja seurantatiedon perusteella Suomesta tunnetaan yksi ainoa tapaus, jossa lähisukulaiset ovat pariutuneet keskenään. Viime aikoina valmistuneissa vielä julkaisemattomissa koko genomin analyyseihin perustuvissa tutkimuksissa on paljastunut, että Suomen populaatiosta kuitenkin löytyy muitakin lähisukuisten välisestä pariutumisesta syntyneitä yksilöitä, ja osa susien sukusiitoskertoimista on suhteellisen korkeita.

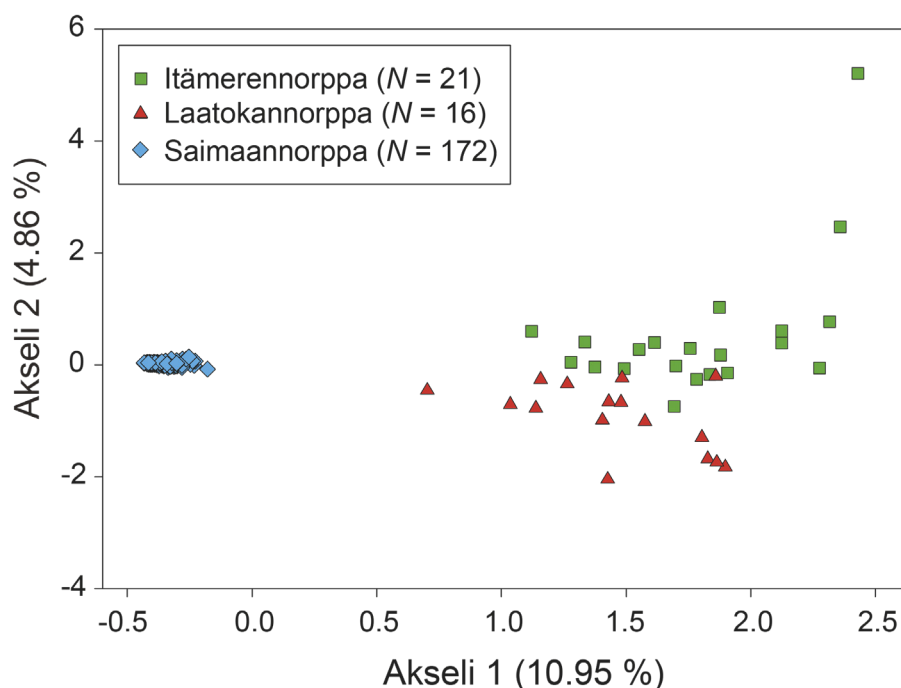
Ketun geneettinen muuntelu on Suomessa korkea, eikä se geneettisen aineiston perusteella ole käynyt läpi populaatiokoon pullonkaulaa. Ketulla ei Suomessa ole havaittavissa jakautumista alapopulaatioihin, vaan yksilöiden väliset sukulaisuusasteet noudattivat selkeää etäisyysisolaatiomallia, jossa yksilöiden välinen geneettinen sukulaisuus korreloi niiden välisen maantieteellisen etäisyyden kanssa.

Harmaahylkeen eli hallin (*Halichoerus grypus*) Itämeren kannassa esiintyy jakautumista osapopulaatioihin, joiden kesken on geneettistä rakenteellisuutta ja erilaistumista. Tämän takia kannan

geneettinen monimuotoisuus saattaa olla tulevaisuudessa vaarassa, mikäli geneettisiä prosesseja ei huomioida tarkasti osana kannanhoidollisia toimenpiteitä. Suomessa harmaahylkeillä ei ole kuitenkaan havaittavissa geneettistä erilaistumista eri merialueiden välillä ja lajin geneettinen monimuotoisuus on meillä korkea.

Itämerennorpan (*Pusa hispida botnica*) yksilömäärä on romahtanut monia kertoja 1900-luvun aikana. Itämerennorpan Pohjanlahden ja Suomenlahden populaatiot elävät pitkän välimatkan päässä toisistaan, mutta ne eivät silti ole geneettisesti erilaistuneet toisistaan erityisen paljon. Alalajin geneettinen muuntelu on muutenkin säilynyt korkeana alhaisesta yksilömäärästä huolimatta, joten elinympäristössä vaikuttavat haitalliset tekijät ovat sen suurimpia uhkia. Itämerennorpan ja toisen arktisen alalajin (*P. h. hispida*) välillä on vain vähän geneettisiä eroja, joten ne ovat luultavasti olleet jonkin verran yhteydessä toisiinsa erittäin pitkästä välimatkasta huolimatta.

Saimaannorppa on yksi maamme harvoista endemisistä alalajeista, ja sekin on käynyt läpi vakavia ihmisten aiheuttamia yksilömäärän romahduksia. Saimaannorpan geneettistä monimuotoisuutta on tutkittu paljon ja se on verrattain alhaista, myös merissä eläviin norppiin verrattuna. Saimaannorpan suojelemista voitaisiin tehostaa mahdollistamalla geenivirta vesistön eri osien populaatioiden välillä



Faktoriaaliseen korrespondenssi-analyyysiin perustuva norpan eri alalajien yksilöiden geneettisen samankaltaisuuden kuvaaja. Kuva havainnollistaa erityisesti saimaannorpan alhaista geneettistä monimuotoisuutta. Kaikki sen tutkitut 172 yksilöä sijoittuvat kuvassa hyvin lähelle toisiaan, kun taas Itämeren ja Laatokan populaatioiden yksilöt ovat suhteellisesti kauempana toisistaan. Kuvasta käy selville myös Itämeren ja Laatokan norppien läheinen sukulaisuus. Kuva: Tommi Nyman



esimerkiksi yksilöiden siirroilla. Ilman ihmistoinnin haitallisten vaikutusten vähentämistä alalajin geneettinen monimuotoisuus tuskin kuitenkaan säilyy. Saimaannorpan geneettisen monimuotoisuuden arvioidaan olleen pitkään melko alhaisella tasolla, koska vain hyvin pieni yksilömäärä jäi vesistöön eristyksiin tuhansia vuosia sitten. Geneettinen erilaistuminen osapopulaatioiden kesken viittaa muuttoliikkeen ja geenivirran vähyteen, mikä saattaa hankaloittaa saimaannorpan tilannetta entisestään. Lisäksi sukusiitos on kasvanut samassa tahdissa osapopulaatioiden erilaistumisen kanssa. Saimaannorpan istukoiden kerääminen vedestä talvipesien läheisyydestä on melko helppoa, ja niiden on havaittu olevan erittäin käyttökelpoisia populaatiotason monimuotoisuuden, geneettisen rakenteen ja erilaistumisen tutkimisessa.

### 7.2.2 Linnut

Kiljuhanhen (*Anser erythropus*) kannan jakautuminen osapopulaatioihin olisi otettava huomioon lajin suojelua suunniteltaessa. Kiljuhanhen kannan palauttamiseksi ja vahvistamiseksi Suomessa ja Ruotsissa on aikoinaan vapautettu vankeudessa elävistä kannoista yksilöitä luontoon. Näiden kantojen on

myöhemmissä tutkimuksissa osoitettu olleen täysin epäsoivia luonnonpopulaatioiden suojelemiseksi, koska vankeudessa elävät kiljuhanhet ovat risteytyneet muiden lajien kanssa. Populaatioiden geneettiseen rakenteeseen tuleekin kiinnittää erityistä huomiota ennen mahdollisia uusia siirtoja.

Metsähanhi (*Anser fabalis*) risteytyy ajoittain muiden hanhilajien kanssa. Mahdollisia lajien risteymiä on löydetty myös Suomesta. Metsähanhesta esiintyy toisistaan ulkonäöltään eroavia alalajeja: kaksi itäistä (*A. f. serrirostris*) ja (*A. f. mittendorffii*) sekä kaksi läntistä eli tundrametsähanhi (*A. f. rossicus*) ja taigametsähanhi (*A. f. fabalis*). Taigametsähanhi on taantunut, ja sillä on alhainen geneettinen monimuotoisuus muihin alalajeihin nähden. Sille on myös laadittu oma kansainvälinen hoitosuositus suojelun edistämiseksi. Taigametsähanhen osuus Suomen metsähanhien metsästyssaalista oli verrattain suuri, joten taigametsähanhi tarvitsee edelleen kohdennettuja geneettisen alalajitason huomioon ottavia suojelutoimenpiteitä.

Lapinsirrin (*Calidris temminckii*) Suomen, Norjan, Perämeren ja Venäjän joidenkin populaatioiden välillä on todennäköisesti geenivirtaa, mutta viitteitä sukusiitoksesta ja geneettisestä erilaistumisesta on kuitenkin nähtävissä Perämeren alueella. Lapinsirrin populaatioissa ei silti ole selvää geneettistä ra-



kenteellisuutta tai vahvaa geneettistä erilaistumista edes kaukaisten populaatioiden kesken. Rönkä ym. painottavat kuitenkin, että erityisesti Perämeren ja Jakutian populaatiot vaativat nykyisen geneettisen ja yleisen tilanteensa perusteella kohdennettuja suojelutoimenpiteitä sukupuuton ehkäisemiseksi. Kesällä 2018 Perämerellä pesi enää yksi pari, joten Perämeren populaatio on todennäköisesti jo menetetty.

Merikotkan (*Haliaeetus albicilla*) nuorten yksilöiden on huomattu suosivan lisääntymispaikkanaan samankaltaista elinympäristöä kuin missä ne ovat itse syntyneet. Tämän arvellaan selittävän miksi Suomen sisämaan ja Itämeren rannikon populaatioiden välillä on niin vähän geenivirtaa. Merikotkan rannikon populaatioissa on lisäksi enemmän geneettistä erilaistumista, kun taas sisämaan populaatioissa geneettinen monimuotoisuus on hieman korkeampaa. Tämä saattaa selittyä jatkuvalla ja monesta lähdepopulaatiosta saapuvana muuttoliikkeenä ja geenivirtana sisämaassa, mutta rannikolle muuttoliikettä näyttäisi olevan vain yhdeltä alueelta.

Teeren (*Lyrurus tetrix*) geneettinen monimuotoisuus on korkeinta niissä Euroopan maissa, joissa lajin populaatiot ovat olleet menneisyydessä tai ovat

edelleen jollain tasolla yhteydessä toisiinsa, kun taas eristyminen aiheuttaa geneettisen monimuotoisuuden heikkenemistä. Teerikoirailla esiintyy lisäksi eriasteista geneettistä erilaistumista niin Suomessa kuin Alpeilla, mutta pirstoutuneemmissa Alppien populaatioissa geneettistä monimuotoisuutta on vähemmän kuin Suomessa mahdollisesti rajoittuneemman geenivirran tai pienemmän tehollisen populaatiokoon takia. Elinympäristöjen tuhoutuminen ja pirstoutuminen vaikuttavat haitallisesti populaatioiden elinvoimaisuuteen jopa teeren kaltaisella linnulla, jolla on hyvä levittäytymiskyky.

Muuttohaukka (*Falco peregrinus*) on kärsinyt useista metsästyksen ja muun ihmistoiminnan aiheuttamista yksilömäärän romahduksista 1900-luvun aikana, ja nämä tapahtumat sekä niiden jälkeiset laajat suojeluohjelmat ovat jättäneet geneettiset jälkensä pohjoisen ja eteläisen Skandinavian nykyisiin populaatioihin. Muuttohaukka on menettänyt mainituilla alueilla jonkin verran geneettistä monimuotoisuutta, mutta se on kuitenkin säilynyt melko korkealla tasolla osaltaan aktiivisten suojelutoimenpiteiden seurauksena. Nykyisissä muuttohaukkapopulaatioissa esiintyy jonkin verran geneettistä erilaistumista pohjoisessa ja eteläisessä Skandinaviassa. Muuttohaukkojen yksilömäärä on romahtanut



Nuori merikotka.  
Kuva: Petteri Le-  
hikoinen/ Luo-  
mus



menneisyydessä myös Suomessa, mutta siitä ei ole jäänyt merkkejä populaatioiden geneettiseen rakenteeseen. Nuorten lintujen levittäytymisen arvellaan olevan geneettisen monimuotoisuuden ja yhtenäisyyden korkean tason taustalla.

Varpusen (*Passer domesticus*) kokoelmanäytteet paljastavat, että laji on ollut Suomessa vahvan muuttoliikkeen, geenivirran ja yksilömäärän runsauden takia geneettisesti yhtenäinen koko maassa aivan pohjoisimpia ja eteläisimpiä populaatioita lukuun ottamatta, joiden kesken on esiintynyt lievää geneettistä erilaistumista. Nykyisten ja historiallisten populaatioiden vertailun perusteella on kuitenkin selvinnyt, että lajilla on tapahtunut jonkin verran geneettisen monimuotoisuuden heikkenemistä yksilömäärien laskun takia ja populaatioiden geneettinen erilaistuminen on kasvanut. Tutkijat korostavat, että geneettisen rakenteen tunteminen on hyödyllistä aina kaikkien lajien, myös yleisten kohdalla, koska ennakoimaton yksilömäärän vähe-

neminen saattaa aiheuttaa geneettisiä muutoksia pienten populaatioiden lisäksi myös melko suurissa ja yhtenäisissä populaatioissa.

Peltosirkun (*Emberiza hortulana*) populaatiot ovat pienentyneet, mutta geneettinen monimuotoisuus on toistaiseksi säilynyt kohtuullisen korkeana. Geenivirta on tehokasta tutkitulla alueella, joka kattoi laajasti Euroopan ja Venäjän populaatioita. Geenivirta on kuitenkin epäsymmetristä suuntautuen enemmän itäisistä populaatioista pienempiin läntisiin populaatioihin. Fennoskandian ja Baltian hiltajattain rajusti pienentyneet populaatiot ovat myös eristyneitä, eikä niihin enää saada geenivirtaa. Se altistaa pohjoisen populaatiot geneettiselle ajautumiselle ja geneettisen monimuotoisuuden väheneemiselle. Suojelutoimissa on kiinnitettävä huomiota sekä suurten itäisten populaatioiden elinvoimaisuuteen, että erityisen uhanalaisiin Pohjois-Euroopan populaatioihin.



Peltosirkku.  
Kuva: Markus Piha /  
Luomus



Ruskosammakkopari. Päällä harmaampi koiras, alla ruskeampi naaras. Kuva: Niina & Joonas Gustafsson, Sammakkolampi.fi

### 7.2.3 Sammakkoeläimet ja matelijat

Ruskosammakko (*Rana temporaria*) elää Helsingin alueella luontaisissa lammissa, mutta lajia tavataan myös niiden läheisyydessä sijaitsevista keinotekoisista lammikoista. Näissä läheisissä populaatioissa ei ole merkkejä geneettisestä erilaistumisesta edes kaukaisimpien populaatioiden välillä ja geneettinen monimuotoisuus on korkea, joten tietynlaiset ihmisten rakentamat alueet näyttävät ylläpitävän geenivirtaa ja geneettistä monimuotoisuutta.

Kangaskäärmeen (*Coronella autriaca*) Euroopan levinneisyysalueen kattavan aineiston pohjalta on paljastunut, että lajilla on kolme geneettisesti erillistä linjaa. Etelästä pohjoiseen siirryttäessä lajin geneettinen monimuotoisuus vähenee ja lajin pohjoisimmalla esiintymisalueella Ahvenanmaalla se on jo hyvin alhaista. Ahvenanmaalla populaatioiden tilanne on muutenkin haastava eristymisen ja geneettisen erilaistumisen takia. Näistä syistä Ahvenanmaan populaatiot tarvitsevat kohdennettua suojelua.

### 7.2.4 Kalat

Harjuksen (*Thymallus thymallus*) pohjoisen Euroopan maiden populaatiot jakautuvat maantieteellisesti kolmeen geneettiseen linjaan, ja linjojen sisällä sekä niiden välillä on vaihtelevaa geneettistä erilaistumista. Useissa Euroopan harjuspulaaatioissa on havaittavissa merkkejä joko historiallisesta

tai tuoreemmasta geneettisestä pullonkaulasta, ja populaatioiden tehollinen koko on myös alhainen. Pohjoisen Euroopan maiden harjuspulaaatioiden geneettinen erilaistuminen on huomattavan suurta jopa läheisten alueiden kesken. Harjuspulaaatiot jakautuvat alueittain kolmeen geneettisesti toisistaan poikkeavaan ryhmään myös Suomessa, ja näiden ryhmien sisällä olevat populaatiot ovat jonkin verran geneettisesti erilaistuneita toisistaan. Harjuspulaaatioiden geneettinen erilaistuminen on selvää jopa Saimaan vesistön sisällä. Harjuksen suojelussa maiden välinen yhteistyö olisi tärkeää, koska lajin geneettinen monimuotoisuus on alhaista, mutta populaatioiden kesken on geneettistä erilaistumista niin maiden välillä kuin sisälläkin. Populaatioiden geneettinen rakenne edellyttääkin käsittelemään niitä omina hoitoyksiköinä.

Lohen (*Salmo salar*) eri vesialueiden kannat poikkeavat toisistaan, ja esimerkiksi Saimaan järvilohelle on laadittu hoito-ohjelma. [Saimaan järvilohen elvyttämiseksi on lisäksi alkanut vuoteen 2023 asti kestävä projekti](#), jonka tavoitteena on risteytysten avulla palauttaa kantojen elinvoimaisuutta ja monimuotoisuutta. Tenon ja Näätämön vesistöissä lohikantojen tehollinen populaatiokoko, geneettinen monimuotoisuus ja erilaistuminen sekä muuttoliikkeen suunnat vaihtelevat sivujokien, latvavesien ja pääuomien kesken. Näiden eri alueiden geneettisen rakenteen seurantaan tarvitaan suojelun toteuttamisen tueksi. Lohien kasvattaminen ei välttämättä auta pitkällä tähtäimellä ylläpitämään populaatioiden geneettistä monimuotoisuutta, ja villien kantojen elinvoimaisuuden turvaamisen tulisi aina olla



pääasiallinen tavoite, mutta kasvattamista voidaan käyttää tilapäisenä apukeinona luonnonpopulaatioiden suojelun edistämiseksi.

Siiasta (*Coregonus lavaretus*) esiintyy maassamme useita rakenteellisesti ja ekologisesti toisistaan poikkeavia muotoja, mutta niiden geneettiset erot eivät ole niin suuria, että muodot erotettaisiin omiksi lajeikseen. Siialla on kokonaisuudessaan melko korkea geneettinen monimuotoisuus maamme populaatioissa.

Kolmipiikkiä (*Gasterosteus aculeatus*) esiintyy laajalla alueella Euroopassa merissä ja makeissa vesissä. Meriympäristössä lajilla on todennäköisesti mahdollisuus laajempaan geenivirtaan, mikä on pitänyt samalla yllä merien populaatioiden geneettistä yhtenäisyyttä ja korkeampaa geneettistä monimuotoisuutta. Järvien ja jokien populaatiot ovat taas erilaistuneet toisistaan, mahdollisesti myös pienemmän tehollisen populaatiokoon takia.

Kuhalla (*Sander lucioperca*) on havaittu Suomen rannikon ja järvien populaatioiden välillä ja niiden sisällä suurta muuntelua sekä merkittävää geneettistä erilaistumista. Siten jäljellä olevan alkuperäisen geneettisen monimuotoisuuden suojele edellyttää, että kuhapopulaatioiden geneettinen rakenne huomioidaan hoitotoimenpiteissä, ja uusissa istutuksissa käytetään vain saman vesistön kantoja.

Silakan (*Clupea harengus*) Itämeren eri alueiden populaatioiden kesken esiintyy ajallista tai elinympäristöstä johtuvaa geneettistä erilaistumista ja rakenteellisuutta mahdollisesti vähäisen geenivirran takia. Itämeren eri kutupaikkoja käyttävien silakapopulaatioiden geneettisistä ja rakenteellisista eroista on selvinnyt, että alueiden kesken esiintyy erilaistumista joissain ominaisuuksissa (esimerkiksi kallon muodon suhteen). Tämä saattaa merkitä paikallista sopeutumista.

Taimenen (*Salmo trutta*) Suomen kantojen tilanne on erilainen ja lajin geneettistä rakennetta on tutkittu erikseen useiden vesistöjen alueilla esimerkiksi Vuoksen vesistön ja Mäntyharjun reitillä, Päijänteen ja sen latvavesien alueella, Kauhajoen vesistön alueella sekä Isojoen vesistössä. Inarijärveen johtavissa joissa elävät villit taimenpopulaatiot jakautuvat kolmeen erilliseen ryhmään maantieteellisten alueiden perusteella. Nämä ryhmät sekä populaatiot niiden sisällä ovat erilaistuneet toisistaan vaihtelevassa määrin. Inarijärven taimensaaliiden (pois lukien kasvatetut yksilöt) alkuperä ja määrät vaihtelivat ryhmittäin. Suurin osa taimensaaliista oli peräisin 12 populaatiosta, jotka kuuluivat suurimmaksi osin Ivalojoen vesistöissä eläviin eli eteläisiin populaatioihin, mutta osa saaliista oli peräisin läntisistä populaatioista (esimerkiksi Juutuanjoen vesistöistä). Taimenpopulaatioita tulee hoitaa ja suojella



Jokihelmsimpukka (*Margaritifera margaritifera*). Kuva: Jouni Aspi



Täpläverkkoperhosia (*Melitaea cinxia*) kasvatetaan tutkimuskäyttöön Lammin biologisella asemalla. Kuva: Mari Kekkonen/Luomus

ottamalla huomioon niiden geneettinen rakenteellisuus Inarin vesistön alueella ja käsitellä populaatioita omina hoitoyksiköinä. Käytännössä suositellaan keskittymään siihen, että turvataan luontaisten kutupaikkojen esiintyminen ja mahdollisuus muutoliikkeeseen.

### 7.2.5 Selkärangattomat

Kolmen kovakuoriaislajin, korpi- (*Pytho kolwensis*), murros- (*P. abieticola*) ja laakakolvan (*P. depressus*), geneettisessä monimuotoisuudessa ja rakenteessa on eroja Euraasian alueella. Korpikolvan geneettinen monimuotoisuus on selvästi alhaisempaa verrattuna muihin kolvalajeihin, ja korpikolvan populaatiot ovat lisäksi koko vertaillulla alueella geneettisesti hyvin erilaistuneita toisistaan. Lajin arvellaankin selvinneen viimeisestä jääkaudesta korkeintaan muutamalla jättömällä alueella alhaisilla yksilömäärillä.

Geneettisten tekijöiden osuutta populaatioiden häviämishintaan on tutkittu Suomessa paljon täpläverkkoperhosen paikallispopulaatioissa Ahvenanmaalla ja muualla Euroopassa. Lajia käsittelevät tutkimukset sukusiitoksen haitoista ja häviämiskin yhteydestä geneettisen monimuotoisuuden heikkenemiseen ovat herättäneet paljon kansainvälistä mielenkiintoa. Täpläverkkoperhosen paikallis-

populaation häviämiskin kasvaa sitä mukaa, kun se menettää geneettistä monimuotoisuutta (heterosygotiaa) sukusiitoksen seurauksena. Esimerkiksi Pikku Tytärsaaren täpläverkkoperhospopulaatio on ollut pitkään eristyksissä muista populaatioista, ja siinä onkin havaittu monia negatiivisia prosesseja kuten kelpoisuuden heikkenemistä ja geneettisen monimuotoisuuden vähenemistä. Sukusiitoksen seurauksena täpläverkkoperhosen toukat eivät kasva normaalisti ja riittävän nopeasti, minkä vuoksi yksilöiden selviytyminen vaikeutuu. Täpläverkkoperhonen on malliesimerkki siitä, kuinka tärkeää geneettisten prosessien huomioiminen on osana luonnon monimuotoisuuden kattavaa ja tehokasta suojelua. Lisäksi laji osoittaa, kuinka haitallisia elinympäristöjen tuhoutuminen ja pirstoutuminen ovat populaatioiden geneettisen rakenteen ja elinvoimaisuuden kannalta. Lounaisessa Suomessa aiemmin esiintyneiden ja sittemmin hävinneiden täpläverkkoperhosen paikallispopulaatioiden koelma-äytteiden geneettiset analyysit osoittavat, että kyseisissä paikallispopulaatioissa oli tapahtunut valintaa sellaisia yksilöitä kohtaan, joilla oli hyvä liikkumiskyky. Lajin geneettisessä rakenteessa näkyi sopeutumista pirstoutuneisiin elinympäristöihin, mutta täpläverkkoperhosen lounaisaaris- ton populaatioiden kohtalona oli sukupuutto, koska evolutiiviset muutokset olivat liian hitaita sopeutumisessa elinympäristöjen tuhoutumiseen.

Suomalaisessa tutkimuksessa on selvinnyt, että neidonkorennon (*Calopteryx virgo*) suuri tiheys alentaa ekologisilta vaatimuksiltaan samankaltaisen immenkorennon (*Calopteryx splendens*) geneettistä monimuotoisuutta. Tämän esitetään johtuvan mahdollisesti siitä, että neidonkorennolla koiraat puolustavat reviirejään erittäin aktiivisesti ja ne saattavat tästä johtuen estää immenkorentojen tulomuuttoa. Reviirinpuolustuksen vaikutus heijastui ilmeisesti myös immenkorennon populaatioiden geneettiseen erilaistumiseen, jota ei havaittu neidonkorennon populaatioiden välillä.

Naruskankeilasan (*Cheilosia naruska*) ainoan tunnetun Ivalon populaation geneettinen monimuotoisuus on alhainen. Löytö on luonnonsuojellisesti tärkeä, koska heikentynyt geneettinen muuntelu saattaa estää tai haitata lajin sopeutumista elinympäristön muutoksiin esimerkiksi ilmastonmuutok-



sen edetessä. Alhaista geneettistä monimuotoisuutta ja erilaistumista populaatioiden välillä on löydetty Kevolta ja Utsjoelta tutkittujen populaatioiden osalta myös toiselta samaan sukuun kuuluvalla *Cheilosia* aff. *longula* -lajilta, joten ilmastonmuutos saattaa aiheuttaa haasteita näissäkin populaatioissa.

Jokirapu (*Astacus astacus*) kuuluu maamme alkuperäiseen lajistoon, ja sitä uhkaa Amerikasta ihmisten avulla levinneet haitalliset vieraslajit: täplärapu (*Pacifastacus leniusculus*) ja sen kantama rapurutto (*Aphanomyces astaci*). Euroopan maiden jokirapupopulaatioiden geneettistä rakennetta ja monimuotoisuutta on tutkittu useissa tutkimuksissa erilaisia geneettisiä menetelmiä ja markkereita hyödyntäen. Osa Suomen jokirapupopulaatioista poikkeaa geneettisesti Ruotsin ja Viron populaatioista, mutta geneettistä erilaistumista esiintyy myös joidenkin Suomen populaatioiden välillä. Itämeren, Pohjanmeren ja Mustanmeren valuma-alueiden jokirapupopulaatioissa melkein kaikilla alueilla esiintyy geneettistä erilaistumista, joten jokirapupopulaatioiden suojelemiseksi toteutettavat siirrot edellyttävät ennen kaikkea geneettistä seurantaa lähde- ja tulopopulaatioiden osalta sekä populaatioiden jakamista erillisiin suojeluyksiköihin. Itämeren ja Mustanmeren valuma-alueiden jokirapupopulaatioissa geneettinen erilaistuminen on alueiden välillä selvää ja Itämeren populaatiot jakautuvat edelleen geneettisesti toisistaan poikkeaviin ryhmiin. Niiden sisäinen geneettinen monimuotoisuus on alhaista, joten yksilöiden siirtämistä ei suositella geneettisten ryhmien kesken. Suomen jokirapupopulaatioiden alhaista geneettistä monimuotoisuutta saattaa tutkijoiden mukaan selittää perustajapopulaation pieni koko, täplärapujen istutukset, rapuruton aiheuttama kuolleisuus tai laajat jokirapujen istutukset.

Jokihelmisimpukan eli raakun (*Margaritifera margaritifera*) esiintymisen tiedetään ilmentävän muidenkin lajien olemassaoloa elinympäristössä, joten sen uhanalaistuminen on monessa suhteessa monimuotoisuuden kannalta haitallista. Jokihelmisimpukan populaatioiden yleistilanne ja geneettinen muuntelu ovat monilla pohjoisen Suomen, Ruotsin ja Norjan alueilla heikentyneet. Pohjoisen Fennoskandian alueella korkeinta geneettistä monimuotoisuutta omaavat populaatiot (esimerkiksi Livojoen, Luttojoen, Karpelvan ja Skjellbekken osapopulaat-

tiot) olisi suojeltava tehostetusti. Siirtoja ei kuitenkaan pidetä kannatettavana populaatioiden välisestä geneettisestä erilaistumisesta johtuvan mahdollisen ristisiitosrasitteen takia. Jokihelmisimpukoiden geneettinen monimuotoisuus on korkea Venäjällä sijaitsevassa Vuokkijoessa, joten kyseisen populaation suojelua pidetään lajin tulevaisuuden kannalta tärkeänä.

#### 7.2.6 Kasvit

Pikkupohjansorsimo (*Arctophila fulva* var. *pendulina*) on pohjansorsimon (*Arctophila fulva*) muunnos, joka kuuluu kasvien etäsuojeluohjelmaan. Pikkupohjansorsimon Liminganlahdella sijaitsevien kuuden paikallispopulaation geneettinen monimuotoisuus on verrattain suurta, eivätkä populaatiot ole erilaistuneet toisistaan erityisen paljon. Pikkupohjansorsimoa on onnistuttu etäsuojeluohjelman aikana mikrolisäämään eli emokasvista on irrotettu osia kasvatusta varten solukkoviljelyn avulla. Pikkupohjansorsimon suojelun toteutuksessa painotetaan säännöllisen seurannan tärkeyttä ja muunnokselle soveltuvien elinympäristöjen ylläpitämistä, jotta korkea geneettinen monimuotoisuus ei vaarantuisi.

Rönsysorsimo (*Puccinellia phryganodes*) kuuluu myös etäsuojeluohjelmaan, ja sitä on pyritty palaut-



Pohjansorsimo Tornionjokivarressa.  
Kuva: Pirjo Rautiainen



Marjut Kreivi kerää ruijanesikkoja tutkimusta varten. Kuva: Jouni Aspi

tamaan lajin luontaisille elinalueille siirtoistutusten avulla. Rönsysorsimon Perämeren populaatioissa on vähemmän geneettistä monimuotoisuutta kuin Barentsinmeren ja Viananmeren populaatioissa. Koska Perämeren populaatiot poikkeavat muutenkin geneettisesti monessa suhteessa edellä mainittujen alueiden populaatioista, on suojelutoimenpiteissä huomioitava kyseisten populaatioiden geneettinen koostumus.

Ruijannuokkuesikon (*Primula nutans* subsp. *finmarchica*) ja perämerennuokkuesikon (*Primula nutans* subsp. *finmarchica* var. *jokelae*) Perämeren, Barentsinmeren ja Viananmeren alueilla esiintyvät populaatiot ovat geneettisesti erilaistuneita toisistaan ja geneettinen monimuotoisuus on niissä kaikissa alhainen. Kaikissa tutkituissa populaatioissa lisääntyviä yksilöitä on vähän, ja lisäksi Perämeren alueella on todennäköisesti niukasti geenivirtaa populaatioiden kesken. Olennaisin suojelutoimi Pe-

rämeren populaatioiden kannalta on siksi sopivien elinympäristöjen turvaaminen. Myös harkitut siirrot samankaltaisista, mutta geneettisesti monimuotoisemmista Viananmeren populaatioista ovat mahdollisia geneettisen tilan kohentamiseksi.

Tummaneidonvaippa elää maassamme levinneisyysalueensa pohjoisissa osissa ja populaatiot ovat erittäin pirstoutuneita. Muutamissa populaatioissa geneettinen monimuotoisuus on lisäksi alhaista. Tämäkin laji on mukana kasvien etäsuojeluohjelmassa. Tummaneidonvaipan tietyt populaatiot Suomessa, Virossa ja Venäjällä ovat erilaistuneet toisistaan geneettisesti, koska geenivirta on populaatioiden kesken todennäköisesti hyvin rajoittunutta, mikä yhdessä alhaisen geneettisen monimuotoisuuden kanssa on lajin tulevaisuuden kannalta haasteellista.

Tataarikohokki kuuluu sekin etäsuojeluohjelmaan. Lajia tavataan Suomessa Oulankajoen ja Kitisen rannoilla osapopulaatioina sekä vakinaisena uustulokkaana Perä-Pohjolassa, Pohjois-Pohjanmaalla ja Uudellamaalla. Oulankajoen osapopulaatiot ovat geneettisesti melko erilaisia toisiinsa nähden, mutta niiden välillä on jonkin verran geenivirtaa. Tataarikohokilla esiintyy Oulankajoella jonkin verran sukusiitosta, mikä on haaste geneettisen monimuotoisuuden ylläpitämisen kannalta.

Mesimarjan (*Rubus arcticus*) Suomen luonnonpopulaatioiden, viljeltyjen lajikkeiden ja erilaisten risteymien geneettinen monimuotoisuus on korkeaa. Tiettyjen maamme paikallisten luonnonpopulaatioiden välillä on kuitenkin todennäköisesti vain vähän geenivirtaa, koska populaatiot ovat geneettisesti erilaistuneita.

Kangasmustikan (*Vaccinium myrtillus*) yksilöillä on Islannin, Norjan, Ruotsin, Suomen ja Saksan alueilta kerättyjen näytteiden osalta korkea geneettinen monimuotoisuus, mutta maantieteellisesti kaukaiset populaatiot ovat joka tapauksessa erilaistuneet toisistaan ja maiden populaatiot jakautuvat erillisiin ryhmiin.



## Lähteet

- Alaranta ym. 2006  
Andersson 2004  
Angerbjörn ym. 2013  
Aspi ym. 2006  
Aspi ym. 2009  
Barson ym. 2015  
Caizergues ym. 2003  
Czorlich ym. 2018  
Dalén ym. 2006  
Ekblom ym. 2018  
Excell 2011  
Fountain ym. 2016  
Galarza ym. 2015  
Geist 2010  
Graves ym. 2009  
Gross ym. 2013  
Hagen ym. 2015  
Hamill ym. 2006  
Hanski & Selonen 2009  
Heino 2010  
Hellborg ym. 2002  
Helle 2017  
Hens ym. 2017  
Hewitt 1996  
Hewitt 1999  
Hewitt 2000  
Hewitt 2004  
Honka ym. 2017  
Honnen ym. 2015  
Hyvärinen ym. 2019  
Höglund ym. 2007  
Jacobsen ym. 2008  
Jansson ym. 2012  
Jansson ym. 2014  
Joensuu 2012  
Johannesson & André 2006  
Juttila ym. 2015  
Juttila ym. 2016  
Jäkäläniemi ym. 2005  
Jørgensen ym. 2005  
Jørgensen ym. 2008  
Kahilainen ym. 2014  
Kaijomaa ym. 2011  
Kangas ym. 2013  
Kangas ym. 2015  
Kekkonen ym. 2011a  
Kekkonen ym. 2011b  
Kõiv ym. 2008  
Koivisto 2004  
Kokko ym. 1999  
Koljonen ym. 2002  
Koljonen ym. 2018  
Kontula & Väinölä 2001  
Kopatz ym. 2012  
Kopatz ym. 2014  
Koskela 2013  
Koskinen ym. 2000  
Koskinen ym. 2001  
Koskinen ym. 2002  
Kreivi ym. 2005  
Kreivi ym. 2011  
Kvist ym. 1999a  
Kvist ym. 1999b  
Kvist ym. 2003  
Kvist ym. 2004  
Kvist ym. 2015  
Laaka-Lindberg ym. 2018  
Laine ym. 2013  
Lampila ym. 2009  
Lansink 2017  
Levänen ym. 2018a  
Levänen ym. 2018b  
Lindqvist-Kreuze ym. 2003  
Liukko ym. 2016  
Makkonen ym. 2015  
Marjakangas ym. 2015  
Martinez-Bakker ym. 2013  
Mattila ym. 2012  
McCarthy 2006  
Milankov ym. 2010a  
Milankov ym. 2010b  
Miranto 2017  
Moisio 2008  
Møller Hansen ym. 2011  
Moussy ym. 2018  
Mucci ym. 2010  
Mäkinen ym. 2006  
Nieminen & Ahola 2017  
Nieminen ym. 2001  
Noren ym. 2011  
Nyman ym. 2014  
Nyström ym. 2006  
Oulasvirta ym. 2015  
Painter ym. 2007  
Palo ym. 2001  
Palo ym. 2003  
Pamilo & Savolainen 1999  
Piironen ym. 2016  
Ponnikas ym. 2013  
Ponnikas ym. 2017  
Pääkkönen 2008  
Ratkiewicz ym. 2014  
Rueness ym. 2014  
Ruokonen ym. 2000  
Ruokonen ym. 2004  
Ruokonen ym. 2007  
Ruokonen ym. 2008  
Rönkä ym. 2008  
Rönkä ym. 2011  
Saarikivi ym. 2013  
Saccheri ym. 1998  
Schrimpf ym. 2011  
Selonen & Hanski 2004  
Selonen & Hanski 2012  
Selonen ym. 2005  
Selonen ym. 2010  
Sipilä 2003  
Swatdipong ym. 2009  
Swatdipong ym. 2010a  
Swatdipong ym. 2010b  
Swatdipong ym. 2013  
Säisä ym. 2003  
Säisä ym. 2008a  
Säisä ym. 2008b  
Säisä ym. 2010  
Taberlet ym. 1998  
Tegelström ym. 2000  
Tero ym. 2003  
Tero ym. 2005  
Tiainen ym. 2016  
Tikkanen & Oksanen 2002  
Tollefsrud ym. 2008  
Valtonen ym. 2012  
Valtonen ym. 2014  
Valtonen ym. 2015  
Vähä ym. 2008  
Väinölä & Johannesson 2017  
Väinölä ym. 2001  
Välilä ym. 2017  
Walker ym. 2001  
Wermundsen 2011  
Zoratti ym. 2015

## 8. Yhteenveto

Elinympäristöjen tuhoutumisen ja pirstoutumisen sekä näistä aiheutuvan populaatiokoon romahtamisen seurauksena populaatioiden geneettinen monimuotoisuus alenee lähes väistämättä. Geneettisen muuntelun heikentyminen vaikuttaa haitallisesti populaatioiden kykyyn ylläpitää paikallisia sopeutumia. Ilmastonmuutoksen seurauksena paikallisia sopeutumia menetetään todennäköisesti lisää, varsinkin, jos populaatioissa ei ole riittävästi geneettistä monimuotoisuutta sopeutumisen mahdollistamiseksi. Tämä korostaa entisestään luonnon monimuotoisuuden kaikkien tasojen, ekosysteemi-, laji- ja geneettisen monimuotoisuuden, huomioimista suojelutoimissa.

Lajien tai ekosysteemien suojele ei ole yksinään riittävä tapa suojella geneettistä monimuotoisuutta, vaan se täytyy huomioida erikseen tapauskohtaisesti. Pienten ja/tai eristyneiden populaatioiden suojelussa parhaita tuloksia saavutetaan eri tasojen suojelukeinoja yhdistämällä. Geneettisen monimuotoisuuden kannalta geenivirran ja muuttoliikkeen mahdollistaminen ovat keskeisiä keinoja. Mahdollisissa siirroissa käytettävien populaatioiden geneettinen rakenne on selvitettävä suojelun kohteena olevan ja lähdepopulaation yksilöiden osalta, jotta vältetään paikallisille sopeutumille haittaa aiheuttavalta ristisiitosrasitteelta. Sukusiitosrasitteen aiheuttamat haitat saattavat kuitenkin useimmiten olla mahdollista ristisiitosrasitetta suurempia, joten siirtoja ei pidä vältellä liiaksi. Siirroissa on ekologisten riskien lisäksi huomioitava muun muassa eettiset ja lainsäädännölliset kysymykset. Ilmastonmuutoksen edetessä siirtoja saatetaan kuitenkin tarvita tulevaisuudessa suojelun keinona useammin. Lajien ja populaatioiden geneettisen tason tarkastelun kattavia suojelutoimenpiteitä voidaan toivottavasti lisätä tulevaisuudessa erilaisten geneettisten menetelmien kehittyessä nopeasti ja käytön kustannusten laskiessa. Kansallisen systemaattisen geneettisen seurannan järjestäminen vahvistaisi suojelun tietopohjaa merkittävästi. Geneettisen seurannan tulisi kohdistua erityisesti uhanalaisiin lajeihin ja populaatioihin. Luonnontieteellisten kokoelmien aineistot tarjoavat ajallista tausta-aineistoa ajallisen jatkumon tarkasteluun. Seurannassa voitaisiin myös hyödyntää esimerkiksi pitkäaikaisia linnusto-, lepakko- tai perhosseurantoja.



Ruijannuokkuesikko.  
Kuva: Aija Degerman



# Geneettisten suojelutoimenpiteiden suunnittelu ja toteutus käytännössä

EU:n rahoittamassa hankkeessa ”Conservation Genetic Resources for Effective Species Survival” <http://www.congressgenetics.eu/> on tuotettu laaja selainpohjainen suojelun suunnittelua ja päätöksentekoa tukeva englanninkielinen työkalu. Sen avulla voi tarkastella geneettisen monimuotoisuuden turvaamiseen tähtäävien toimien tarvetta erilaisissa elinympäristöissä ja eri lajien tapauksissa. Hankkeen materiaalien avulla voi valita sopivia geneettisiä markkereita tilanteesta riippuen ja niissä annetaan esimerkkejä toimien kustannuksista.

Seuraavassa on tiivistetty keskeisimpiä asioita, jotka tulee ottaa huomioon geneettisen monimuotoisuuden säilyttämiseen tähtääviä toimia suunnitellessa. Mikäli suojelutoimenpiteitä toteuttavalla taholla ei ole geneettisen monimuotoisuuden asiantuntemusta, hankkeisiin kannattanee osallistaa esimerkiksi alan tutkijoita.

## **Onko lajin taksonomia varmistettu?**

–Selvitetään ennen siirtoja

**Asetetaan tavoitteet** (esimerkiksi kelpoisuuden nosto tai sukusiitoksen vähentäminen)

## **Määritellään populaatio ja käytettävät hoito- tai suojeluyksiköt**

–evoluutiivisesti merkittävä yksikkö  
–hoitoyksikkö

**Suojelun kohteena olevan populaation geneettinen seuranta, muuttoliikkeen ja geenivirran arviointi etukäteen**

## **Onko suojelussa olevassa populaatiossa sukusiitosta, alentunut kelpoisuus/heikentynyt geneettinen monimuotoisuus, haitallisia mutaatioita/alleeleja kasautunut?**

–Arvioidaan sukupuuton riski ilman toimenpiteitä  
–Saavutetaanko aktiivisten toimien avulla suurempia hyötyjä kuin sillä, että ei tehdä mitään?

## **Onko populaatiota mahdollista suojella muilla tavoin?**

–Elinympäristöjen suojelu, pirstoutumisen pysäyttäminen/palauttaminen, etäsuojelu

**Populaation yksilömäärän ja tehollisen koon arviointi sekä  $N/N_e$  välinen suhde**

## **Onko populaatio eristäytynyt?**

–Onko mahdollista taata yksilöiden luontainen muuttoliike (elinympäristöjen suojelu/ekologiset käytävät)

## **Onko populaatiossa joitain erityisiä paikallisia sopeutumia, jotka voivat vaarantua siirroissa?**

–Esiintyykö jossain samankaltaisissa elinympäristöissä muita lajin populaatioita, joita voidaan hyödyntää siirroissa  
–Varmistetaan yksilöiden geneettinen sopivuus, paikallisten sopeutumien esiintyminen (ristisiitosrasitteen arviointi)

## **Jos löytyy sopiva populaatio, jonka yksilöitä voidaan hyödyntää siirroissa**

–Valitaan lajin ekologian pohjalta järkevä määrä siirrettäviä yksilöitä (sukupuoli, ikä, ym.)

## **Siirron jälkeen seurataan suojellun populaation geneettisen tilanteen muutoksia, yksilömäärän kehitystä ja kelpoisuuden palautumista**

–Tarpeen vaatiessa siirtoja uusitaan

# Geneettinen monimuotoisuus ja ilmastonmuutos

**Onko populaatiossa haitallisia geneettisiä uhkia (esimerkiksi sukusiitosta)**

**Mikäli populaatiossa ei niitä esiinny:**

–Arvioidaan elinympäristön laatu ja pirstoutumisen nykyinen aste ja mahdollinen kehitys tulevaisuudessa

**Aiheuttaako ilmastonmuutos haittaa populaation elinympäristölle**

–Onko populaatio tarpeellista siirtää suotuisammille elinalueille  
–Arvioidaan siirrosta aiheutuvat riskit niille paikallisille lajeille, joiden elinympäristöön yksilöitä ollaan siirtämässä  
–Ovatko vain tiettyjen alueiden populaatiot uhattuina (lajilla laaja levinneisyys)  
–Populaation siirtäminen lajin levinneisyysalueen sisällä ei välttämättä uhkaa muita lajeja (jos laji jo elää osana yhteisöjä)

**Mikäli ekologiset riskit sallivat siirrot ja taloudelliset, eettiset sekä lainsäädännölliset kysymykset eivät aiheuta estettä**

–Siirretään populaatio/yksilöitä tai mahdollistetaan omaehtoinen muuttoliike  
–Seurataan tilanteen kehittymistä kohdennetusti (geneettinen seuranta)

[Hällforsin ym. avustetun leviämisen soveltuvuuden arviointiperusteet](#)



## 9. Kiitokset

Kiitämme lämpimästi meille näkemyksiään ja lähteitä välittäneitä asiantuntijoita ja tutkijoita: Marja-Liisa Koljonen, Katri Kärkkäinen, Tommi Nyman, Craig Primmer, Risto Väinölä ja Leena Yrjänä. Useat oppaan kohderyhmien edustajat ja luonnon monimuotoisuuden asiantuntijat antoivat arvokkaita kommentteja käsikirjoituksesta: Sirkka Hakalisto, Maria Hällfors, Eija Kemppainen, Laura Kvist, Jaakko Lumme, Päivi Lundvall, Marko Nieminen, Tapani Veistola ja Risto Väinölä. Kiitos kaikille graafeja, karttoja ja kuvia käyttöömme luovuttaneille. Hanke sai rahoituksen Maj ja Tor Nesslingin säätiöltä.

# 10. Käsitteet

## Luonnonsuojelugenetiikka

### Conservation genetics

Tämä tieteenala hyödyntää genetiikan menetelmiä, joiden avulla pyritään havaitsemaan uhanalaisissa luonnonpopulaatioissa esiintyvät haitalliset geneettiset uhkatekijät esimerkiksi sukusiitos. Kerättyä tietoa hyödynnetään käytännön luonnonsuojelun suunnittelun ja toteutuksen osana.

Kirjallisuuslähde: Allendorf & Luikart 2007, Frankham ym. 2010

## Populaatiogenetiikka

### Population genetics

Geneettisillä prosesseilla esimerkiksi geenivirralla on monia vaikutuksia populaatioiden perinnölliseen koostumukseen. Populaatiogenetiikka tutkii, millaisia näiden prosessien aiheuttamat vaikutukset ja seuraukset populaatioissa ovat.

Kirjallisuuslähde: Hartl & Clark 2007

## Populaatio

### Population

Monia lajeja tavataan laajoilla maantieteellisillä alueilla, joten kaukana toisistaan elävät yksilöt eivät mahdollisesti koskaan kohtaa. Lähellä toisiaan elävät yksilöt ovat puolestaan vuorovaikutuksessa keskenään, joten myös niiden pariutuminen on todennäköisempää. Näistä samassa elinympäristössä elävistä ja keskenään lisääntyvistä yksilöistä muodostuu paikallinen populaatio.

Kirjallisuuslähde: Tirri ym. 2001, Frankham ym. 2010

## Populaation koko $N$

### Population size

Populaation koko kuvaa tietyn paikallisen populaation yksilömäärää tietyllä hetkellä. Populaation yksilömäärä ei voi säilyä vakiona pitkään, koska siihen syntyy yksilöitä ja toisia kuolee. Lisäksi populaatioon saapuu uusia yksilöitä muuttoliikkeen seurauksena tai niitä lähtee pois.

Kirjallisuuslähde: Hanski ym. 1998

## Tehollinen populaatiokoko $N_e$

### Effective population size

Populaation yksilömäärä ei kerro suoraan sen elinvoimaisuudesta tai perinnöllisestä monimuotoisuudesta. Tehollinen populaatiokoko tarkoittaa minkä kokoista ideaalipopulaatiota tarkasteltava populaatio vastaa. Ideaalipopulaatiossa kaikilla yksilöillä on sama mahdollisuus lisääntyä, yksilöt pariutuvat satunnaisesti, eri sukupuolia on sama määrä, perhekoko ei vaihtele ja sukupolvien välillä ei ole päällekkäisyyttä. Tehollinen populaatiokoko on yleensä pienempi kuin populaation koko.

Kirjallisuuslähde: Frankham ym. 2010

## Metapopulaatio

### Metapopulation

Elinympäristöt ovat muuntelevia, joten tietylle lajille soveltuvia elinalueita esiintyy usein eri kokoisina laikkuina. Lajit jakautuvat näihin paikallisiksi populaatioiksi, jotka ovat eri asteisesti yhteydessä toisiinsa yksilöiden muuttoliikkeen seurauksena. Näin pienistä erillisistä populaatioista muodostuu isompi kokonaisuus eli metapopulaatio. Toisinaan tietyt paikalliset populaatiot voivat hävitä, mutta alueelle saattaa siirtyä uusia yksilöitä muista paikallisista populaatioista.

Kirjallisuuslähde: Hanski 1998

## Biologinen lajikäsite

### Biological species concept, BSC

Biologisen lajikäsitteen mukaan saman lajin yksilöt ovat kykeneviä lisääntymään keskenään menestyksekkäästi. Eri lajien populaatioiden katsotaan näin ollen olevan lisääntymisisolaatiossa toisistaan. Lisääntymisisolaatioon kuuluu biologisia mekanismeja, jotka pyrkivät estämään lajien risteytymisen. Mekanismien takia eri lajien lisääntymisen seurauksena munasolu ei esimerkiksi hedelmöity. Lajien risteymät ovat usein jollain tavalla heikkoja, eivätkä ne menesty niin hyvin kuin ns. puhtaat lajit. Risteymät eivät esimerkiksi aina kykene jatkamaan sukua. Toisinaan isolaatiomekanismit eivät toimi riittävän hyvin ja silloin saattaa syntyä lajien risteymiä.

Kirjallisuuslähde: Mayr 1942, 1963, 2001



## **Laji, alalaji**

Species, subspecies

Laji on taksonominen yksikkö, jolla on sukua ja lajia ilmaiseva tieteellinen nimi. Alalaji on lajista seuraavaksi alempi taksoni ja sillä on kolmiosainen tieteellinen nimi. Alalajin populaatiot ja niiden yksilöt ovat yleensä lajin muista populaatioista jollain tavalla poikkeavia esimerkiksi ulkomuotonsa tai geneettisen rakenteensa osalta. Saman lajin alalajit voivat tavallisesti lisääntyä menestyksekkäästi keskenään.

Kirjallisuuslähde: Mayr 2001, Tirri ym. 2001

## **Geneettinen monimuotoisuus**

Genetic diversity

Jokaisella lajilla ja sen populaatioilla on toisistaan jonkin verran poikkeava perinnöllinen rakenne. Geneettinen monimuotoisuus ilmenee yksilöiden ainutlaatuisina piirteinä ja sillä voidaan kuvata lajin tai tietyn paikallisen populaation perinnöllisen monimuotoisuuden tasoa.

Kirjallisuuslähde: Frankham ym. 2010

## **DNA eli deoksiribonukleiinihappo**

Deoxyribonucleic acid

Sisältää eliöiden geneettisen materiaalin.

Kirjallisuuslähde: Tirri ym. 2001

## **Geeni**

Gene

Perintötekijä eli tietty emäsparijakso DNA:ssa.

Kirjallisuuslähde: Mayr 2001, Tirri ym. 2001

## **Kromosomit**

Chromosomes

Geenit sijaitsevat kromosomeissa, jotka koostuvat DNA:sta ja proteiineista. Jokaisella lajilla on sille ominainen määrä kromosomeja soluissaan.

Kirjallisuuslähde: Mayr 2001, Tirri ym. 2001

## **Tekijäinvaihdunta**

Crossing over

Jälkeläiset eivät ole vanhempiensa kopioita perinnöllisen rakenteensa osalta. Niiden ainutlaatuisuus on peräisin tekijäinvaihdunnasta eli prosessista, jossa vanhempien kromosomien eri osat vaihtavat satunnaisesti paikkaa keskenään, jolloin niistä muodostuu ainutlaatuisia kokonaisuuksia.

Kirjallisuuslähde: Mayr 2001, Tirri ym. 2001

## **Rekombinaatio**

Recombination

Tässä prosessissa vanhempien geneettinen materiaali sekoittuu sukusolujen yhdistyessä satunnaisesti keskenään tuottaen perinnöllistä muuntelua.

Kirjallisuuslähde: Mayr 2001, Tirri ym. 2001

## **Alleeli**

Allele

Saman geenin vaihtoehtoinen muoto. Sijaitsevat vastinkromosomien samoissa lokuksissa.

Kirjallisuuslähde: Tirri ym. 2001, Frankham ym. 2010

## **Lokus**

Locus

Alleelin paikka kromosomissa. Saman geenin alleelit sijaitsevat vastinkromosomien samoissa lokuksissa.

Kirjallisuuslähde: Tirri ym. 2001, Frankham ym. 2010

## **Heterotsygoottinen**

Heterozygous

Yksilöllä on kaksi erilaista alleelia samasta geenistä. Ominaisuutta merkitään esimerkiksi (Aa).

Kirjallisuuslähde: Tirri ym. 2001, Frankham ym. 2010

## Homotsygoottinen

Homozygous

Yksilöllä on kaksi samanlaista alleelia samasta geenistä. Ominaisuus merkitään esimerkiksi (AA) tai (aa).

Kirjallisuuslähde: Tirri ym. 2001, Frankham ym. 2010

## Dominoiva ominaisuus

Dominant

Vallitseva ominaisuus, jonka määrittävä alleeli (A) ilmenee kaikissa ensimmäisen sukupolven jälkeläisissä.

Kirjallisuuslähde: Tirri ym. 2001

## Resessiivinen ominaisuus

Recessive

Peittyvä ominaisuus, jonka määrittävä alleeli (a) ilmenee yksilön ilmiössä ollessaan homotsygoottinen eli (aa).

Kirjallisuuslähde: Tirri ym. 2001

## Heterotsygotia-aste $H$

Average heterozygosity

Keskimääräinen heterotsygoottisten organismien suhteellinen osuus populaatiossa tietyn tarkasteltavan geenijoukon suhteen.

Kirjallisuuslähde: Hanski ym. 1998, Frankham ym. 2010

## Odotettu heterotsygotia $H_e$

Expected heterozygosity

Hardyn ja Weinbergin tasapainon perusteella odotettavissa oleva heterotsygoottien suhteellinen osuus yksittäisessä lokuksessa.

Kirjallisuuslähde: Frankham ym. 2010

## Havaittu heterotsygotia $H_o$

Observed heterozygosity

Havaittu heterotsygoottien suhteellinen osuus tietyssä lokuksessa.

Kirjallisuuslähde: Frankham ym. 2010

## Alleelifrekvenssi $A$

Allele frequency

Alleelin suhteellinen osuus populaatiossa tietyssä lokuksessa.

Kirjallisuuslähde: Frankham ym. 2010

## Allelien monimuotoisuus

Allelic diversity

Keskimääräinen alleelimäärä lokusta kohti populaatiossa.

Kirjallisuuslähde: Frankham ym. 2010

## Genotyyppi

Genotype

Yksilön geeneistä muodostuva kokonaisuus.

Kirjallisuuslähde: Mayr 2001, Tirri ym. 2001

## Fenotyyppi

Phenotype

Yksilön ulkoisten ominaisuuksien kokonaisuus. Sen muodostumiseen vaikuttavat vuorovaikutteisesti yksilön geenit (genotyyppi) ja elinympäristö.

Kirjallisuuslähde: Mayr 2001, Tirri ym. 2001

## Fenotyypinen plastisuus

Phenotypic plasticity

Ulkoiset ominaisuudet voivat muunnella erilaisissa elinympäristöissä jokaisen genotyypin asettaman joustavuuden rajoissa. Fenotyypillisellä plastisuudella kuvataan tämän joustavuuden määrää eli kuinka paljon tietty genotyyppi voi tuottaa erilaisia fenotyyppiejä.

Kirjallisuuslähde: Mayr 2001, Tirri ym. 2001, Frankham ym. 2010



## Kelpoisuus

### Fitness

Tarkoittaa kahta asiaa; yksilön kykyä säilyä hengissä lisääntymisikään asti ja sen tuottamien jälkeläisten laatua. Jälkeläisten laadun mittarina toimii se, kuinka moni niistä selviytyy itse lisääntymisikään ja tuottaa omia jälkeläisiä.

Kirjallisuuslähde: Tirri ym. 2001, Frankham ym. 2010

## Sopeutuminen

### Adaptation

Sopeutuminen on jossain ominaisuudessa esiintyvä muutos, jonka seurauksena yksilön selviytymisen mahdollisuudet elinympäristössään parantuvat suhteessa niihin yksilöihin, joilta ominaisuus puuttuu. Sopeutuminen edistää yksilön kelpoisuutta.

Kirjallisuuslähde: Mayr 2001, Tirri ym. 2001

## Migraatio

### Migration

Eliöiden tai leviämien esimerkiksi siementen siirtyminen populaatiosta toiseen.

Kirjallisuuslähde: Hanski ym. 1998, Frankham ym. 2010

## Geenivirta

### Gene flow

Muuttoliikkeen mahdollinen seuraus, joka johtaa geenien (alleelien) kulkeutumiseen populaatiosta toiseen, jos muuttaneet yksilöt pystyvät lisääntymään alueella entuudestaan elävien lajin yksilöiden kanssa.

Kirjallisuuslähde: Tirri ym. 2001, Frankham ym. 2010

## Tulomuutto

### Immigration

Immigraatio eli yksilöiden saavunta tiettyyn elinympäristöön.

Kirjallisuuslähde: Hanski ym. 1998

## Poismuutto

### Emigration

Emigraatio eli yksilöiden poistuma tietyistä elinympäristöstä toiseen.

Kirjallisuuslähde: Hanski ym. 1998

## Dispersaali

### Dispersal, natal dispersal

Kuvataan jälkeläisten siirtymistä pois vanhempiensa elinalueelta (natal dispersal) tai yksilöiden, niiden gameettien ja leviämien siirtymistä paikasta toiseen (dispersal). Populaatiogenetiikassa dispersaalilla tarkoitetaan rajoitetummin levittäytymistä yhtenäisen populaation sisällä.

Kirjallisuuslähde: Hanski ym. 1998, Tirri ym. 2001

## Isolaatio

### Isolation

Populaation eristyminen muista lajin populaatioista jonkin esteen takia.

Kirjallisuuslähde: Tirri ym. 2001

## Pullonkaula

### Bottleneck

Populaation yksilömäärän äkillinen romahtaminen, joka saattaa johtaa geneettisen monimuotoisuuden vähenemiseen.

Kirjallisuuslähde: Frankham ym. 2010

## Perustajanvaikutus

### Founder effect

Uuden populaation muodostuminen pienestä määrästä yksilöitä, jolloin sen geneettinen kokoonpano poikkeaa väistämättä perustajapopulaation vastaavasta. Toisinaan aiheuttaa geneettisen monimuotoisuuden vähenemistä.

Kirjallisuuslähde: Tirri ym. 2001, Frankham ym. 2010

## **Geneettinen ajautuminen**

### **Genetic drift**

Populaation geneettinen koostumus muuttuu rajallisen yksilömäärän vuoksi johonkin suuntaan sattumanvaraisesti.

Kirjallisuuslähde: Tirri ym. 2001, Frankham ym. 2010

## **Mutaatio**

### **Mutation**

Geneeissä tapahtuva muutos. Mutaatiot ovat ainoita täysin uutta geneettistä muuntelua tuottavia tapahtumia. Ne voidaan jakaa karkeasti hyödyllisiin, haitallisiin ja neutraaleihin muutoksiin.

Kirjallisuuslähde: Mayr 2001, Tirri ym. 2001, Frankham ym. 2010

## **Geneettinen taakka**

### **Genetic load**

Populaatioon kasautuu sukupolvien kuluessa väistämättä haitallisia alleleja. Geneettinen taakka kuvaa näiden määrää populaatiossa. Jälkeläisten kelpoisuus heikentyy, mikäli geneettinen taakka lisääntyy.

Kirjallisuuslähde: Frankham ym. 2010, Hedrick & Garcia-Dorado 2016

## **Sukusiitos ja sukusiitosheikkous**

### **Inbreeding, inbreeding depression**

Sukusiitos tarkoittaa läheisten sukulaisten kesken tapahtuvaa lisääntymistä. Mikäli sukusiitos on yleistä ja pitkittyy populaatiossa, seuraa lopulta sukusiitosheikkoudeksi eli yksilöiden heikentyneeksi elinkyvyksi kutsuttu tila. Sukusiitosheikkous voi johtua populaatiossa harvinaisena esiintyvistä resessiivisistä haitallisista mutaatioista, joiden suhteellista osuutta sukusiitos lisää (dominanssihypoteesi). Vaihtoehtoisesti sukusiitosheikkouden taustalla voivat olla heterotsygoottisena edulliset alleelit, joiden homotsygoottisuutta sukusiitos lisää ja alentaa siten yksilöiden kelpoisuutta (ylidominanssihypoteesi).

Kirjallisuuslähde: Charlesworth & Willis 2009, Frankham ym. 2010

## **Sukusiitoskerroin F**

### **Inbreeding coefficient**

Todennäköisyys sille, että kaksi saman lokuksen alleleja ovat samaa alkuperää eli peräisin samalta esivanhemmalta. Kirjallisuuslähde: Wright 1922; 1931

## **Evoluutiivisesti merkittävä yksikkö**

### **Evolutionary significant unit (ESU)**

Käsite perustuu ajatukseen, että geneettisesti erilaistuneita populaatioita ei saisi sekoittaa keskenään ja niitä pitäisi hoitaa erillisinä evoluutiivisesti merkittävinä yksikköinä (ESU).

Kirjallisuuslähde: Moritz 1994, Frankham ym. 2010

## **Hoitoyksikkö**

### **Mangement unit (MU)**

Saman lajin populaatiot ovat aina itsenäisiä kokonaisuuksia eivätkä ne ole ikinä perimältään identtisiä toistensa kanssa. Populaatioiden kesken esiintyy eri asteisesti geneettistä erilaistumista, vaikka niiden välillä olisi geenivirtaa. Jokaisen populaation geneettinen tilanne tulee siksi arvioida yksilöllisesti, jotta suojelutoimet osataan kohdentaa riittävän tarkoiksi.

Kirjallisuuslähde: Palsbøll ym. 2006

## **Pienin mahdollinen elinkelpoisen populaation koko**

### **Minimum viable population (MVP)**

Pienimmällä mahdollisella elinkykyisen populaation koolla tarkoitetaan alarajaa populaatiokoolle minkä laji tarvitsee kyetäkseen selviämään luonnossa.

Kirjallisuuslähde: Traill ym. 2007, Flather ym. 2011, Jamieson & Allendorf 2012

## **Mikrosatelliitit**

### **Microsatellite**

Populaatiogenetiikassa yleisesti hyödynnetty markkerityyppi. Mikrosatelliitit ovat toistuvia peräkkäisiä 1-6 emäksen mittaisia DNA-sekvenssejä, joiden määrä vaihtelee eri yksilöillä.

Kirjallisuuslähde: Grover & Sharma 2016



## **Minisatelliitit**

### **Minisatellite**

Restriktioentsyymien käyttöön perustuva markkerityyppi. Minisatelliitit ovat genomin alueita, joissa esiintyy lyhyitä 10–60 emäksen pituisia toistuvia emäsjaksoja. Yksilöiden välillä on muuntelua toistojen määrissä.

Kirjallisuuslähde: Grover & Sharma 2016

## **DNA-viivakoodaus**

### **DNA barcoding**

DNA-viivakoodauksella (DNA barcoding) tarkoitetaan lyhyehkön, standardoidun DNA-alueen käyttämistä lajinmäärittelyyn ja lajinrajaukseen. DNA-viivakoodit muuntelevat riittävästi erottaakseen useimmat lajit toisistaan, mutta niiden erotuskyky heikkenee populaatiotasolle siirryttäessä.

Kirjallisuuslähde: Hebert ym. 2003

## **Heteroosi tai risteytymiselinvoima**

### **Heterosis or hybrid vigour**

Tarkoittaa risteymäyksilöiden parempaa elinvoimaisuutta.

Kirjallisuuslähde: Tallmon ym. 2004, Charlesworth & Willis 2009

## **Risteytyminen ja introgressio**

### **Hybridization and introgression**

Risteytyminen on geneettisesti pitkälle eriytyneiden saman lajin populaatioiden, alalajien tai eri lajien kesken tapahtuvaa lisääntymistä. Introgressio tarkoittaa geenien siirtymistä lajista toiseen risteytymisen seurauksena.

Kirjallisuuslähde: Rhymer & Simberloff 1996, Allendorf ym. 2001

## **Ristisiitosrasite**

### **Outbreeding depression**

Usein populaation geneettisen rakenteen kannalta on hyväksi, että erilaiset yksilöt lisääntyvät keskenään. Joskus eri populaatioiden yksilöt ovat geneettisesti liian erilaisia tai populaatioissa on erityisiä paikallisia sopeutumia. Eri populaatioiden välisestä lisääntymisestä saattaa näissä tilanteissa seurata se, että jälkeläisten kelpoisuus heikkenee paikallisessa elinympäristössä.

Kirjallisuuslähde: Tallmon ym. 2004, Edmands 2007, Frankham ym. 2011, Whitlock ym. 2013

## **Siirtäminen**

### **Translocation**

Yleiskäsite, joka kattaa kaikki ihmisten tekemät yksilöiden, populaatioiden tai lajien siirrot. Tarkoittaa yksilöiden siirtämistä vankeudesta luontoon tai luonnossa populaatiosta toiseen.

Kirjallisuuslähde: IUCN 1987; 2013

## **Luonnonsuojelullinen siirtäminen**

### **Conservation translocation**

Eläinten tai kasvien siirtämisen tarkoituksena on suunniteltuna, tarkoituksen mukaisena ja harkittuna tekona taata monimuotoisuuden säilyminen tietyllä alueella tai tietyssä populaatiossa. Poikkeaa tässä suhteessa siirtämisestä, joka voi olla myös tahatonta.

Kirjallisuuslähde: IUCN 2013

## **Siirtoistutus**

### **Introduction**

Eläinten tai kasvien siirtämistä lajin tunnetun levinneisyysalueen ulkopuolelle. Ei ole yleensä suositeltavaa, koska saattaa aiheuttaa monenlaista haittaa paikallisille eliöyhteisöille ja elinympäristöille.

Kirjallisuuslähde: IUCN 1987; 2013

## **Palautusistutus**

### **Re-introduction**

Eläimiä tai kasveja häviää luonnosta niiden luontaisilta elinalueilta monista syistä johtuen. Palautusistutuksen avulla lajin yksilöitä siirretään takaisin sen luontaiselle levinneisyysalueelle, josta laji tai populaatio on hävinnyt. Elinympäristön on kuitenkin oltava sellainen, että populaatio pystyy itsenäisesti menestymään alueella siirtämisen jälkeen.

Kirjallisuuslähde: IUCN 1987; 2013

## **Vahvistusistutus**

### **Re-stocking, supplemen**

Vahvistusistutuksen avulla populaatioon tuodaan uusia yksilöitä lajin muista luonnonpopulaatioista tai vankeudesta kasvattamaan yksilömäärää ja palauttamaan menetettyä geneettistä monimuotoisuutta. Populaation ei todennäköisesti ole mahdollista elpyä siirtämisen jälkeen, jos alkuperäisen romahduksen syy ei ole poistunut.

Kirjallisuuslähde: IUCN 1987; 2013

## **Geneettinen elvytys tai suojelu**

### **Genetic rescue**

Lajin yksilöitä siirretään tai niille mahdollistetaan omaehtoiseen muuttoliikkeeseen sopivat väylät suojelun kohteena olevaan populaatioon eli mahdollistetaan geenivirta. Suojelun tarpeessa olevat populaatiot kärsivät usein geneettisistä haitoista kuten sukusiitoksesta. Toimenpiteen tarkoituksena on palauttaa populaation elinkyky, yksilömäärä ja geneettinen monimuotoisuus riittävän vakaalle tasolle, jotta se ei olisi enää välittömässä vaarassa hävitä.

Kirjallisuuslähde: Tallmon ym. 2004, Whiteley ym. 2015, Frankham 2015

## **Geneettinen palauttaminen**

### **Genetic restoration**

Toimenpiteen tavoitteena on turvata populaation sopeutumispotentiaali tulevaisuutta ja sen ennakoimattomuutta kohtaan. Toimenpiteellä pyritään siihen, että populaation olisi mahdollista sopeutua uudelleen, mikäli sen elinympäristö muuttuu. Käytännössä toteutetaan yksilöiden siirtoina.

Kirjallisuuslähde: Hedrick 2005

## **Avustettu geenivirta**

### **Assisted gene flow**

Tarkoituksena on palauttaa/ylläpitää populaation menettämää geneettistä monimuotoisuutta, jotta sen mahdollisuudet ylläpitää paikallisia sopeutumia parantuvat myös tulevaisuuden uhkia esimerkiksi ilmastonmuutosta silmällä pitäen.

Kirjallisuuslähde: Weeks ym. 2011, Aitken & Whitlock 2013

## **Avustettu leviäminen**

### **Assisted migration**

Siirretään populaatio, yksilöitä tai mahdollistetaan niille omaehtoinen muuttoliike suojelun kohteena olevaan populaatioon (joka kärsii geenivirran puutteesta) tai lajille sopivalle elinalueelle. Ilmastonmuutoksen takia monen lajin elinmahdollisuudet heikentyvät alkuperäisillä levinneisyysalueilla, joten uudelle sopivalle elinalueelle siirtäminen voi ehkäistä sukupuuton. Populaatioita voidaan siirtää elinympäristöjen tuhoutumisen tieltä lajin levinneisyysalueen muihin osiin tai sen ulkopuolelle.

Kirjallisuuslähde: Hoegh-Guldberg ym. 2008, Aitken & Whitlock 2013, IUCN 2013, Hällfors ym. 2014

## **Evolutiivinen elvytys**

### **Evolutionary rescue**

Joskus elinympäristöjen muutokset ovat niin rajuja, että populaation yksilömäärä romahtaa, jolloin saatetaan menettää paikallisia sopeutumia. Menetelmällä pyritään palauttamaan paikallisia sopeutumia siirtojen avulla, koska siirrettävillä yksilöillä on tutkittu esiintyvän sopeutumista edistäviä alleleja. Uhatun populaation geneettisen tilanteen toivotaan korjautuvan takaisin alkuperäiselle tasolle ennen romahdusta.

Kirjallisuuslähde: Gonzalez ym. 2012, Carlson ym. 2014

# 11. Kirjallisuus

- Abbott, R., Albach, D., Ansell, S., Arntzen, J.W., Baird, S.J.E., Bierne, N., Boughman, J., Brelsford, A., Buerkle, C.A., Buggs, R., Butlin, R.K., Dieckmann, U., Eroukhmanoff, F., Grill, A., Cahan, S.H., Hermansen, J.S., Hewitt, G., Hudson, A.G., Jiggins, C., Jones, J., Keller, B., Marczewski, T., Mallet, J., Martinez-Rodriguez, P., Möst, M., Mullen, S., Nichols, R., Nolte, A.W., Parisod, C., Pfennig, K., Rice, A.M., Ritchie, M.G., Seifert, B., Smadja, C.M., Stelkens, R., Szymura, J.M., Väinölä, R., Wolf, J.B.W. & Zinner, D. 2013. Hybridization and speciation. *Journal of Evolutionary Biology* **26**, 229-246.
- Adams, J.R., Vucetich, L.M., Hedrick, P.W., Peterson, R.O. & Vucetich, J.A. 2011. Genomic sweep and potential genetic rescue during limiting environmental conditions in an isolated wolf population. *Proceedings of the Royal Society B* **278**, 3336-3344.
- Aguilar, R., Quesada, M., Ashworth, L., Herrerias-Diego, Y. & Lobo, J. 2008. Genetic consequences of habitat fragmentation in plant populations: susceptible signals in plant traits and methodological approaches. *Molecular Ecology* **17**, 5177-5188.
- Ahola, V., Lehtonen, R., Somervuo, P., Salmela, L., Koskinen, P., Rastas, P., Välimäki, N., Paulin, L., Kvist, J., Wahlberg, N., Tanskanen, J., Hornett, E.A., Ferguson, L.C., Luo, S., Cao, Z., de Jong, M.A., Duploux, A., Smolander, O.-P., Vogel, H., McCoy, R.C., Qian, K., Chong, W.S., Zhang, Q., Ahmad, F., Haukka, J.K., Joshi, A., Salojärvi, J., Wheat, C.W., Grosse-Wilde, E., Hughes, D., Katainen, R., Pitkänen, E., Ylinen, J., Waterhouse, R.M., Turunen, M., Vähärautio, A., Ojanen, S.P., Schulman, A.H., Taipale, M., Lawson, D., Ukkonen, E., Mäkinen, V., Goldsmith, M.R., Holm, L., Auvinen, P., Frilander, M.J. & Hanski, I. 2014. The Glanville fritillary genome retains an ancient karyotype and reveals selective chromosomal fusions in Lepidoptera. *Nature Communications* **5**, 4737.
- Aitken, S.N. & Whitlock, M.C. 2013. Assisted gene flow to facilitate local adaptation to climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **44**, 367-388.
- Aitken, S.N., Yeaman, S., Holliday, J.A., Wang, T. & Curtis-McLane, S. 2008. Adaptation, migration or extirpation: climate change outcomes for tree populations. *Evolutionary Applications* **1**, 95-111.
- Alaranta, A., Henttonen, P., Jussila, J., Kokko, H., Prestegards, T., Edsman, L. & Halmekytö, M. 2006. Genetic differences among noble crayfish (*Astacus astacus*) stocks in Finland, Sweden and Estonia based on the ITS1 region. *Bulletin Francais de la Peche et de la Pisciculture* **380-381**, 965-976.
- Allendorf, F.W. & Leary, R.F. 1986. Heterozygosity and fitness in natural populations of animals. Teoksessa: Allendorf, F.W. & Leary *Conservation biology: the science of scarcity and diversity*. Sinauer.
- Allendorf, F.W. & Lundquist, L.L. 2003. Introduction: Population Biology, Evolution, and Control of Invasive Species. *Conservation Biology* **17**, 24-30.
- Allendorf, F.W. & Luikart, G. 2007. *Conservation and the Genetics of Populations*. Blackwell Publishing Ltd.
- Allendorf, F.W. & Hard, J.J. 2009. Human-induced evolution caused by unnatural selection through harvest of wild animals. *PNAS* **106**, 9987-9994.
- Allendorf, F.W., Leary, R.F., Spruell, P. & Wenburg, J.K. 2001. The problems with hybrids: setting conservation guidelines. *TRENDS in Ecology & Evolution* **16**, 613-622.
- Allendorf, F.W., England, P.R., Luikart, G., Ritchie, P.A. & Ryman, N. 2008. Genetic effects of harvest on wild animal populations. *TRENDS in Ecology & Evolution* **23**, 327-337.
- Allendorf, F.W., Hohenlohe, P.A. & Luikart, G. 2010. Genomics and the future of conservation genetics. *Nature Reviews Genetics* **11**, 697-709.
- Alsos, I.G., Ehrich, D., Thuiller, W., Bronken Eidesen, P., Tribsch, A., Schönswetter, P., Lagaye, C., Taberlet, P. & Brochmann, C. 2012. Genetic consequences of climate change for northern plants. *Proceedings of the Royal Society B* **279**, 2042-2051.
- Andersson, Å. 2004. The reintroduction of the Lesser White-fronted Goose in Swedish Lapland – a summary for 2000-2003. Teoksessa: Aarvak, T. & Timonen, S., (toim.) *Fennoscandian Lesser White-fronted Goose conservation project Report 2001-2003*. Helsinki-Klaebu, WWF Finland Report No 20,



Norsk Ornitologisk Forening NOF Rapportserie, Rapport Nr. 1-2004, ss. 51-52.

Angeloni, F., Wagemaker, N., Vergeer, P. & Ouborg, J. 2012. Genomic toolboxes for conservation biologists. *Evolutionary Applications* **5**, 130-143.

Angerbjörn, A., Eide, N.E., Dalén, L., Elmhagen, B., Hellström, P., Ims, R.A., Killengreen, S., Landa, A., Meijer, T., Mela, M., Niemimaa, J., Norén, K., Tannerfeldt, M., Yoccoz, N.G. & Henttonen, H. 2013. Carnivore conservation in practice: replicated management actions on a large spatial scale. *Journal of Applied Ecology* **50**, 59-67.

Araki, H., Cooper, B. & Blouin, M.S. 2007. Genetic Effects of Captive Breeding Cause a Rapid, Cumulative Fitness Decline in the Wild. *Science* **318**, 100-103.

Armbruster, P. & Reed, D.H. 2005. Inbreeding depression in benign and stressful environments. *Heredity* **95**, 235-242.

Arnold, M.L. & Martin, N.H. 2010. Hybrid fitness across time and habitats. *TRENDS in Ecology & Evolution* **25**, 530-536.

Aspi, J. 2015. Luonnonvaraisten lajien etäsuojelun perusteet. *Luonnon Tutkija* **4/2015**, 120-125.

Aspi, J., Roininen, E., Ruokonen, M., Kojola, I. & Vilà, C. 2006. Genetic diversity, population structure, effective population size and demographic history of the Finnish wolf population. *Molecular Ecology* **15**, 1561-1576.

Aspi, J., Roininen, E., Kiiskilä, J., Ruokonen, M., Kojola, I., Bljudnik, L., Danilov, P., Heikkinen, S. & Pulliainen, E. 2009. Genetic structure of the northwestern Russian wolf populations and gene flow between Russia and Finland. *Conservation Genetics* **10**, 815-826.

Awise, J.C. 2010. Perspective: conservation genetics enters the genomics era. *Conservation Genetics* **11**, 665-669.

Bäckström, K. 1948. Om de olika älgtyperna. *Svensk Jakt* **8**, 191-193.

Bálint, M., Domisch, S., Engelhardt, C.H.M., Haase, P., Lehrian, S., Sauer, J., Theissinger, K., Pauls, S.U. & Nowak, C. 2011. Cryptic biodiversity loss linked to global climate change. *Nature Climate Change* **1**, 313-318.

Bargum, K. & Helanterä, H. 2019. *Suuri suomalainen muurahaiskirja*. Minerva.

Barone, M.A., Roelke, M.E., Howard, J., Brown, J.L., Anderson, A.E. & Wildt, D.E. 1994. Reproductive characters of male Florida panthers: Comparative studies from Florida, Texas, Colorado, Latin America, and North American Zoos. *Journal of Mammalogy* **75**, 150-162.

Barrett, R.D.H. & Schluter, D. 2008. Adaptation from standing genetic variation. *TRENDS in Ecology & Evolution* **23**, 38-44.

Barton, N.H. 2001. The role of hybridization in evolution. *Molecular Ecology* **10**, 551-568.

Barson, N.J., Aykanat, T., Hindar, K., Baranski, M., Bolstad, G.H., Fiske, P., Jacq, C., Jensen, A.J., Johnston, S.E., Karlsson, S., Kent, M., Moen, T., Niemelä, E., Nome, T., Næsje, T.F., Orell, P., Romakkaniemi, A., Sægrov, H., Urdal, K., Erkinaro, J., Lien, S. & Primmer, C.R. 2015. Sex-dependent dominance at a single locus maintains variation in age at maturity in salmon. *Nature* **528**, 405-408.

Bellard, C., Thuiller, W., Leroy, B., Genovesi, P., Bakkenes, M. & Courchamp, F. 2013. Will climate change promote future invasions. *Global Change Biology* **19**, 3740-3748.

Benson, J.F., Hostetler, J.A., Onorato, D.P., Johnson, W.E., Roelke, M.E., O'Brien, S.J., Jansen, D. & Oli, M.K. 2011. Intentional genetic introgression influences survival of adults and subadults in a small, inbred felid population. *Journal of Animal Ecology* **80**, 958-967.

Bijlsma, R., Westerhof, M.D.D., Roelke, L.P. & Pen, I. 2010. Dynamics of genetic rescue in inbred *Drosophila melanogaster* populations. *Conservation Genetics* **11**, 449-462.

Booth, R.E. & Grime, P. 2003. Effects of genetic impoverishment on plant community diversity. *Journal of Ecology* **91**, 721-730.

Bouzat, J.L., Johnson, J.A., Toepfer, J.E., Simpson, S.A., Esker, T.L. & Westemeier, R.L. 2009. Beyond the

- beneficial effects of translocations as an effective tool for the genetic restoration of isolated populations. *Conservation Genetics* **10**, 191-201.
- Boyer, M.C., Muhlfeld, C.C. & Allendorf, F.W. 2008. Rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) invasion and the spread of hybridization with native westslope cutthroat trout (*Oncorhynchus clarkia lewisi*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **65**, 658-669.
- Brommer, J.E., Kekkonen, J. & Wikström, M. 2015. Using heterozygosity-fitness correlations to study inbreeding depression in an isolated population of white-tailed deer founded by few individuals. *Ecology and Evolution* **5**, 357-367.
- Caizergues, A., Rätti, O., Helle, P., Rotelli, L., Ellison, L. & Rasplus, J.-Y. 2003. Population genetic structure of male black grouse (*Tetrao tetrix* L.) in fragmented vs. continuous landscapes. *Molecular Ecology* **12**, 2297-2305.
- Canestrelli, D., Bisconti, R., Chiocchio, A., Maiorano, L., Zampiglia, M. & Nascetti, G. 2017. Climate change promotes hybridization between deeply divergent species. *PeerJ* **5**, e3072.
- Carlson, S.M., Cunningham, C.J. & Westley, P.A.H. 2014. Evolutionary rescue in a changing world. *TRENDS in Ecology & Evolution* **29**, 521-530.
- Casacci, L.P., Barbero, F. & Balletto, E. 2014. The “Evolutionary Significant Unit” concept and its applicability in biological conservation. *Italian Journal of Zoology* **81**, 182-193.
- Charlesworth D. & Charlesworth B. 1987. Inbreeding Depression and its Evolutionary Consequences. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **18**, 237-268.
- Charlesworth, D. & Willis, J.H. 2009. The genetics of inbreeding depression. *Nature Reviews Genetics* **10**, 783-796.
- Chen, I.-C., Hill, J.K., Ohlemüller, R., Roy, D.B. & Thomas, C.D. 2011. Rapid Change Shifts of Species Associated with High Levels of Climate Warming. *Science* **333**, 1024-1026.
- Chown, S.L., Hodgins, K.A., Griffin, P.C., Oakeshott, J.G., Byrne, M. & Hoffmann, A.A. 2015. Biological invasions, climate change and genomics. *Evolutionary Applications* **8**, 23-46.
- Christie, M.R., Marine, M.L., French, R.A. & Blouin, M.S. 2012. Genetic adaptation to captivity can occur in a single generation. *PNAS* **109**, 238-242.
- Chunco, A.J. 2014. Hybridization in a warmer world. *Ecology and Evolution* **4**, 2019-2031.
- Chunco, A.J., Jobe, T. & Pfennig, K.S. 2012. Why Do Species Co-Occur? A Test of Alternative Hypotheses Describing Abiotic Differences in Sympatry versus Allopatry Using Spadefoot Toads. *Plos ONE* **7**, e32748.
- Coltman, D.W. 2008a. Molecular ecological approaches to studying the evolutionary impact of selective harvesting in wildlife. *Molecular Ecology* **17**, 221-235.
- Coltman, D.W., 2008b. Evolutionary rebound from selective harvesting. *TRENDS in Ecology & Evolution* **23**, 117-118.
- Coltman, D.W., O’Donoghue, P., Jorgenson, J.T. Hogg, J.T., Strobeck, C. & Festa-Bianchet, M. 2003. Undesirable evolutionary consequences of trophy hunting. *Nature* **426**, 655-658.
- Cook, C.N. & Sgrò, C. M. 2016. Aligning science and policy to achieve evolutionarily enlightened conservation. *Conservation Biology* **31**, 501-512.
- Crutsinger, G.M., Collins, M.D., Fordyce, J.A., Gompert, Z., Nice, C.C. & Sanders, N.J. 2006. Plant Genotypic Diversity Predicts Community Structure and Governs and Ecosystem Process. *Science* **18**, 966-968.
- Czorlich, Y., Aykanat, T., Erkinaro, J., Orell, P. & Primmer, C.R. 2018. Rapid sex-specific evolution of age at maturity is shaped by genetic architecture in Atlantic salmon. *Nature Ecology & Evolution* **2**, 1800-1807.
- Dalén, L. Kvaløy, K., Linnell, J.D.C., Elmhagen, B., Strand, O., Tannerfeldt, M., Henttonen, H., Fuglei, E., Landa, A. & Angerbjörn, A. 2006. Population structure in a critically endangered arctic fox population: does genetics matter. *Molecular Ecology* **15**, 2809-2819.

- Darwin, C. 1859. On the origin of species. John Murray.
- Davis, M.B. & Shaw R.G. 2001. Range Shifts and Adaptive Responses to Quaternary Climate Change. *Science* **292**, 673-679.
- Dawson, T.P., Jackson, S.T., House, J.I., Prentice, I.C. & Mace, G.M. 2001. Beyond Predictions: Biodiversity Conservation in a Changing Climate. *Science* **332**, 53-58.
- Diez, J.M., D'Antonio, C.M., Dukes, J.S., Grosholz, E.D., Olden, J.D., Sorte, C.J.B., Blumenthal, D.M., Bradley, B.A., Early, R., Ibáñez, I., Jones, S.J., Lawler, J.J. & Miller, L.P. 2012. Will extreme climatic events facilitate biological invasions. *Frontiers in Ecology and the Environment* **10**, 249-257.
- Doi, H., Takahashi, M. & Katano, I. 2010. Genetic diversity increases regional variation in phenological dates in response to climate change. *Global Change Biology* **16**, 373-379.
- Donovan, L.A., Rosenthal, D.R., Sanchez-Velenosi, M., Rieseberg, L.H. & Ludwig, F. 2010. Are hybrid species more fit than ancestral parent species in the current hybrid species habitats? *Journal of Evolutionary Biology* **23**, 805-816.
- Ebert, D., Haag, C., Kirkpatrick, M., Riek, M., Hottinger, J.W. & Pajunen, V.I. 2002. A Selective Advantage to Immigrant Genes in a *Daphnia* Metapopulation. *Science* **295**, 485-488.
- Edmands, S. 2002. Does parental divergence predict reproductive compatibility? *TRENDS in Ecology & Evolution* **17**, 520-527.
- Edmands, S. 2007. Between a rock and a hard place: evaluating the relative risks of inbreeding and outbreeding for conservation and management. *Molecular Ecology* **16**, 463-475.
- Eklom, R., Brechlin, B., Persson, J., Smeds, L., Johansson, M., Magnusson, J., Flagstad, Ø. & Ellegren, H. 2018. Genome sequencing and conservation genomics in the Scandinavian wolverine population. *Conservation Biology* **32**, 1301-1312.
- Ellstrand, N.C. 1992. Gene Flow by Pollen: Implications for Plant Conservation Genetics. *Oikos* **63**, 77-86.
- Ellstrand, N.C. & Elam, D.R. 1993. Population Genetic Consequences of Small Population Size: Implications for Plant Conservation. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **24**, 217-242.
- Ellstrand, N.C. & Schierenback, K.A. 2000. Hybridization as a stimulus for the evolution of invasiveness in plants? *PNAS* **97**, 7043-7050.
- Ellstrand, N.C., Prentice, H.C. & Hancock, J.F. 1999. Gene Flow and Introgression from Domesticated Plants into their Wild Relatives. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **30**, 539-563.
- Excell, J. 2011. Adaptive and neutral genetic variation in the European otter (*Lutra lutra*). Master's thesis, University of Oulu.
- Excoffier, L., Smouse, P.E. & Quattro, J.M. 1992. Analysis of Molecular Variance Inferred From Metric Distances Among DNA Haplotypes: Application to Human Mitochondrial DNA Restriction Data. *Genetics* **131**, 479-491.
- Eyre-Walker, A. & Keightley, P.D. 2007. The distribution of fitness effects of new mutations. *Nature Reviews Genetics* **8**, 610-618.
- Fennberg, P.B. & Roy, K. 2008. Ecological and evolutionary consequences of size-selective harvesting: how much do we know? *Molecular Ecology* **17**, 209-220.
- Fitzgerald, H., Ruohonen-Lehto, M. & Lohtander-Buckbee, K. 2015. *Suomen arvokkaat geenivarat. Suomen ympäristökeskuksen raportteja 26/2015. Suomen ympäristökeskus.*
- Fitzpatrick, B.M., Johnson, J.R., Kump, K., Smith, J.J., Voss, S.R. & Shaffer, H.B. 2010. Rapid spread of invasive genes into a threatened native species. *PNAS* **107**, 3606-3610.
- Fitzpatrick, S.W., Gerberich, J.C., Angeloni, L.M., Bailey, L.L., Broder, E.D., Torres-Dowdall, J., Handelsman, C.A., López-Sepulcre, A., Reznick, D.N., Ghalambor, C.K. & Funk, W.C. 2016. Gene flow from an adaptively divergent source causes rescue through genetic and demographic factors in two wild populations of Trinidadian guppies. *Evolutionary Applications* **9**, 879-891.



- Flather, C.H., Hayward, G.D., Beissinger, S.R. & Stephens, P.A. 2011. Minimum viable populations: is there a “magic number” for conservation practitioners? *TRENDS in Ecology & Evolution* **26**, 307-316.
- Fountain, T., Nieminen, M., Sirén, J., Wong, S.C., Lehtonen, R. & Hanski, I. 2016. Predictable allele frequency changes due to habitat fragmentation in the Glanville fritillary butterfly. *PNAS* **113**, 2678-2683.
- Fox, C.W. & Reed, D.H. 2010. Inbreeding depression increases with environmental stress: an experimental study and meta-analysis. *Evolution* **65**, 246-258.
- Frankham, R. 1995. Effective population size/adult population size ratios in wildlife: a review. *Genetics Research* **89**, 491-503.
- Frankham, R. 1996. Relationship of Genetic Variation to Population Size in Wildlife. *Conservation Biology* **10**, 1500-1508.
- Frankham, R. 2003. Genetics and conservation biology. *Comptes Rendus Biologies* **326**, S22-S29.
- Frankham, R. 2005. Genetics and extinction. *Biological Conservation* **126**, 131-140.
- Frankham, R. 2008. Genetic adaptation to captivity in species conservation programs. *Molecular Ecology* **17**, 325-333.
- Frankham, R. 2010. Challenges and opportunities of genetic approaches to biological conservation. *Biological Conservation* **143**, 1919-1927.
- Frankham, R. 2015. Genetic rescue of small inbred populations: meta-analysis reveals large and consistent benefits of gene flow. *Molecular Ecology* **24**, 2610-2618.
- Frankham, R. 2016. Genetic rescue benefits persist to at least the F3 generation, based on meta-analysis. *Biological Conservation* **195**, 33-36.
- Frankham, R., Ballou, J.D. & Briscoe, D.A. 2010. *Introduction to Conservation Genetics*. Cambridge University Press.
- Frankham, R., Ballou, J.D., Eldridge, M.D.B., Lacy, R.C., Ralls, K., Dudash, M.R. & Fenster, C.B. 2011. Predicting the probability of outbreeding depression. *Conservation Biology* **25**, 465-475.
- Frankham, R., Ballou, J.D., Dudash, M.R., Eldridge, M.D.B., Fenster, C.B., Lacy, R., Mendelson III, J.R., Porton, I.J., Ralls, K. & Ryder, O.A. 2012. Implications of different species concepts for conserving biodiversity. *Biological Conservation* **153**, 25-31.
- Frankham, R., Bradshaw, C.J.A. & Brook, B.W. 2014. Genetics in conservation management: Revised recommendations for the 50/500 rules, Red List criteria and population viability analyses. *Biological Conservation* **170**, 56-63.
- Franklin, I.R. & Frankham, R. 1998. How large must populations be to retain evolutionary potential? *Animal Conservation* **1**, 69-73.
- Franks, S.J. & Hoffmann, A.A. 2012. Genetics of Climate Change Adaptation. *Annual Review of Genetics* **46**, 185-208.
- Gaggiotti, O.E. 2003. Genetics threats to population persistence. *Annales Zoologici Fennici* **40**, 155-168.
- Galarza, J.A., Mappes J. & Valkonen, J.K. 2015. *Biogeography of the smooth snake (Coronella austriaca)*: origin and conservation of the northernmost population. *Biological Journal of the Linnean Society* **114**, 426-435.
- Garant, D., Forde, S.E. & Hendry, A.P. 2007. The multifarious effects of dispersal and gene flow on contemporary adaptation. *Functional Ecology* **21**, 434-443.
- Garroway, C.J., Bowman, J., Cascaden, T.J., Holloway, G.L., Mahan, C.G., Malcolm, J.R., Steefle, M.A., Turner, G. & Wilson, P.J. 2010. Climate change induced hybridization in flying squirrels. *Global Change Biology* **16**, 113-121.
- Geist, J. 2010. Strategies for the conservation of endangered freshwater pearl mussels (*Margaritifera margaritifera* L.): a synthesis of Conservation Genetics and Ecology. *Hydrobiologia* **644**, 69-88.
- Gienapp, P., Teplitsky, C., Alho, J.S., Mills, J.A. & Merilä, J. 2007. Climate change and evolution:

disentangling environmental and genetic responses. *Molecular Ecology* **17**, 167-178.

Gonzalez, A., Ronce O., Ferriere, R. & Hochberg, M.E. 2013. Evolutionary rescue: an emerging focus at the intersection between ecology and evolution. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* **368**, 20120404.

Grant, P.R. & Grant, B.R. 1992. Hybridization of Bird Species. *Science* **256**, 193-197.

Grant, P.R. & Grant, B.R. 2002. Unpredictable Evolution in a 30-Year Study of Darwin's Finches. *Science* **296**, 707-711.

Graves, J.A., Helyar, A., Biuw, M., Jüssi, I. & Karlsson, O. 2009. Microsatellite and mtDNA analysis of the population structure of grey seals (*Halichoerus grypus*) from three breeding areas in the Baltic Sea. *Conservation Genetics* **10**, 59-68.

Gross, R., Palm, S., Kõiv, K., Prestegard, T., Jussila, J., Paaver, T., Geist, J., Kokko, H., Karjalainen, A. & Edsman, L. 2013. Microsatellite markers reveal clear geographic structuring among threatened noble crayfish (*Astacus astacus*) populations in Northern and Central Europe. *Conservation Genetics* **14**, 809-821.

Grover, A. & Sharma, P.C. 2016. Development and use of molecular markers: past and present. *Critical Reviews in Biotechnology* **36**, 290-302.

Hagen, S.B., Kopatz, A., Kojola, I. & Eiken, H.G. 2015. Evidence of rapid change in genetic structure and diversity during range expansion in a recovering large terrestrial carnivore. *Proceedings of the Royal Society B* **282**, 20150092.

Hagenblad, J., Hülskötter, J., Acharya, K.P., Brunet, J., Chabrierie, O., Cousins, S. A., Dar, P.A., Diekmann, M., De Frenne, P., Hermy, M., Jamoneau, A., Kolb, A., Lemke, I., Plue, J., Reshi, Z.A. & Graee, B.J. 2015. Low genetic diversity despite multiple introductions of the invasive plant species *Impatiens glandulifera* in Europe. *BMC genetics* **16**, 1-16.

Hamill, R.M., Doyle, D. & Duke, E.J. 2006. Spatial patterns of genetic diversity across European subspecies of the mountain hare, *Lepidus timidus* L. *Heredity* **97**, 355-365.

Hanski, I. 1998. Metapopulation dynamics. *Nature* **396**, 41-49.

Hanski, I., Lindström, J., Niemelä, J., Pietiäinen, H. & Ranta, E. 1998. *Ekologia*. Werner Söderström Oyj.

Hanski, I.K. & Selonen, V. 2009. Female-biased natal dispersal in the Siberian flying squirrel. *Behavioral Ecology* **20**, 60-67.

Hard, J.J., Gross, M.R., Heino, M., Hilborn, R., Kope, R.G., Law, R. & Reynolds, J.D. 2008. Evolutionary consequences of fishing and their implications for salmon. *Evolutionary Applications* **1**, 388-408.

Hartl, D.L. & Clark, A.G. 2007. *Principles of Population Genetics*. Neljäs painos, Sinauer Associates Inc.

Hebert, P.D.N., Cywinska, A., Ball, S.L. & deWaard, J.R. 2003. Biological identifications through DNA barcodes. *Proceedings of the Royal Society B* **270**, 313-321.

Hedrick, P. 2005. "Genetic restoration:" a more comprehensive perspective than "genetic rescue". *TRENDS in Ecology & Evolution* **20**, 109.

Hedrick, P.W. & Kalinowski, S.T. 2000. Inbreeding Depression in Conservation Biology. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **31**, 139-162.

Hedrick, P.W. & Fredrickson, R. 2010. Genetic rescue guidelines with examples from Mexican wolves and Florida panthers. *Conservation Genetics* **11**, 615-626.

Hedrick, P.W. & Garcia-Dorado, A. 2016. Understanding Inbreeding Depression, Purging, and Genetic rescue. *TRENDS in Ecology & Evolution* **12**, 940-952.

Hedrick, P.W., Peterson, R.O., Vucetich, L.M., Adams, J.R. & Vucetich, J.A. 2014. Genetic rescue in Isle Royale wolves: genetic analysis and the collapse of the population. *Conservation Genetics* **15**, 1111-1121.

Heino, M. 2010. Ketun (*Vulpes vulpes*) geneettinen muuntelu ja populaatiorakenne Suomessa, Puolassa ja Sveitsissä. Pro gradu, Oulun yliopisto.

- Heino, M., Pauli, B.D. & Dieckmann, U. 2015. Fisheries-Induced Evolution. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **46**, 461-480.
- Hellborg, L., Walker, C.W., Knispel Rueness, E., Stacy, J.E., Kojola, I., Valdmann, H., Vilà, C., Zimmermann, B., Jakobsen, K.S. & Ellegren, H. 2002. Differentiation and levels of genetic variation in northern European lynx (*Lynx lynx*) populations revealed by microsatellites and mitochondrial DNA analysis. *Conservation Genetics* **3**, 97-111.
- Helle, P. (toim.) 2017. *Riistakannat 2016*. Luonnonvara- ja biotalouden tutkimus 41/2017.
- Hellmann, J.J., Byers, J.E., Bierwagen, B.G. & Dukes, J. 2008. Five Potential Consequences of Climate Change for Invasive Species. *Conservation Biology* **22**, 534-543.
- Hens, H., Jäkäläniemi, A., Tali, K., Efimov, P., Kravchenko, A.V. & Kvist, L. 2017. Genetic structure of a regionally endangered orchid, the dark red helleborine (*Epipactis atrorubens*) at the edge of its distribution. *Genetica* **145**, 209-221.
- Hereford, J. 2009. A Quantitative Survey of Local Adaptation and Fitness Trade-Offs. *The American Naturalist* **173**, 579-588.
- Hewitt, G.M. 1996. Some genetic consequences of ice ages, and their role in divergence and speciation. *Biological Journal of the Linnean Society* **58**, 247-276.
- Hewitt, G.M. 1999. Post-glacial re-colonization of European biota. *Biological Journal of the Linnean Society* **68**, 87-112.
- Hewitt, G. 2000. The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature* **405**, 907-913.
- Hewitt, G.M. 2004. Genetic consequences of climatic oscillations in the Quaternary. *Philosophical transactions of the Royal Society B* **359**, 183-195.
- Hoegh-Guldberg, O., Hughes, L., McIntyre, S., Lindenmayer, D.B., Parmesan, C. Possingham, H.P. & Thomas, C.D. 2008. Assisted Colonization and Rapid Climate Change. *Science* **321**, 345-346.
- Hoffmann, A.A. & Sgrò, C.M. 2011. Climate change and evolutionary adaptation. *Nature* **470**, 479-485.
- Hollingsworth, P.M., Graham, S.W. & Little, D.P. 2011. Choosing and Using a Plant DNA Barcode. *Plos ONE* **6**, e19254.
- Holsinger, K.E. & Weir, B.S. 2009. Genetics in geographically structured populations: defining, estimating and interpreting  $F_{ST}$ . *Nature Reviews Genetics* **10**, 639-650.
- Honka, J., Kvist, L., Heikkinen, M.E., Helle, P., Searle, J.B. & Aspi, J. 2017. Determining the subspecies composition of bean goose harvests in Finland using genetic methods. *European Journal of Wildlife Research* **63**, 19.
- Honnay, O. & Jacquemyn, H. 2007. Susceptibility of Common and Rare Plant Species to the Genetic Consequences of Habitat Fragmentation. *Conservation Biology* **21**, 823-831.
- Honnen, A.-C., Roos, A. Stjernberg, T. & Zachos, F.E. 2015. Genetic analysis of Eurasian otters (*Lutra lutra*) reveals high admixture in Finland and pronounced differentiation in Sweden. *Mammalian Biology* **80**, 47-53.
- Hovick, S.M. & Whitney, K.D. 2014. Hybridisation is associated with increased fecundity and size in invasive taxa: meta-analytic support for the hybridization-invasion hypothesis. *Ecology Letters* **17**, 1464-1477.
- Hughes, L. 2000. Biological consequences of global warming: is the signal already. *TRENDS in Ecology & Evolution* **15**, 56-61.
- Hughes, A.R., Inouye, B.D., Johnson, M.T.J., Underwood, N. & Vellend, M. 2008. Ecological consequences of genetic diversity. *Ecology Letters* **11**, 609-623.
- Huisman, J., Kruuk, L.E.B., Ellis, P.A., Clutton-Brock, T. & Pemberton, J.M. 2016. Inbreeding depression across lifespan in a wild mammal population. *PNAS* **113**, 3585-3590.



- Huotari, T., Korpelainen, H., Leskinen, E. & Kostamo, K. 2011. Population genetics of the invasive water weed *Elodea canadensis* in Finnish waterways. *Plant Systematics and Evolution* **294**, 27-37.
- Hutchings, J.A. & Fraser, D.J. 2008. The nature of fisheries- and farming-induced evolution. *Molecular Ecology* **17**, 294-313.
- Hyvärinen, E., Juslén, A., Kemppainen, E., Uddström, A. & Liukko, U.-M. (toim.) 2019. Suomen lajien uhanalaisuus – Punainen kirja 2019. Ympäristöministeriö & Suomen ympäristökeskus.
- Hällfors, M. 2013. Criteria for assisted migration/Avustetun leviämisen soveltuvuuden arviointiperusteet. Luonnontieteellinen keskusmuseo LUOMUS.
- Hällfors, M., Vaara, E.M., Hyvärinen, M., Oksanen, M., Schulman, L., Siipi, H. & Lehvävirta, S. 2014. Coming to Terms with the Concept of Moving Species Threatened by Climate Change – A Systematic Review of the Terminology and Definitions. *Plos ONE* **9**, e102979.
- Höglund, J., Larsson, J.K., Jansman, H.A.H. & Segelbacher, G. 2007. Genetic variability in European black grouse (*Tetrao tetrix*). *Conservation Genetics* **8**, 239-243.
- Ingvarsson, P.K. 2002. Lone wolf to rescue. *Nature* **420**, 472.
- Ingvarsson, P.K. & Whitlock, M.C. 2000. Heterosis increases the effective migration rate. *Proceedings of the Royal Society B* **267**, 1321-1326.
- IUCN 1987. *The IUCN position statement on translocation of living organisms: introductions, re-introductions and restocking*. IUCN.
- IUCN 2013. *Guidelines for Reintroductions and Other Conservation Translocations*. Gland, IUCN Species Survival Commission.
- Jacobsen, F., Nesje, M., Bachmann, L. & Lifjeld, J.T. 2008. Significant genetic admixture after reintroduction of peregrine falcon (*Falco peregrinus*) in Southern Scandinavia. *Conservation Genetics* **9**, 581-591.
- Jamieson, I.G. & Allendorf, F.W. 2012. How does the 50/500 rule apply to MVPs? *TRENDS in Ecology & Evolution* **27**, 578-584.
- Jansson, E., Ruokonen, M., Kojola, I. & Aspi, J. 2012. Rise and fall of a wolf population: genetic diversity and structure during recovery, rapid expansion and drastic decline. *Molecular Ecology* **21**, 5178-5193.
- Jansson, E., Harmoinen, J., Ruokonen, M. & Aspi, J. 2014. Living on the edge: reconstructing the genetic history of the Finnish wolf population. *BMC Evolutionary Biology* **14**, 64.
- Jansson, M., Amundin, M. & Laikre, L. 2015. Genetic contribution from a zoo population can increase genetic variation in the highly inbred wild Swedish wolf population. *Conservation Genetics* **16**, 1501-1505.
- Joensuu, M. 2012. Population genetics of wolverines (*Gulo gulo*) in Finland. Master's thesis, University of Oulu.
- Johannesson, K. & André, C. 2006. Life on the margin: genetic isolation and diversity loss in a peripheral marine ecosystem, the Baltic Sea. *Molecular Ecology* **15**, 2013-2029.
- Johnson, M.T.J., Lajeunesse, M.J. & Agrawal, A.A. 2006. Additive and interactive effects of plant genotypic diversity on arthropod communities and plant fitness. *Ecology Letters* **9**, 24-34.
- Johnson, W.E., Onorato, D.P., Roelke, M.E., Land, E.D., Cunningham, M., Belden, R.C., McBride, R., Jansen, D., Lotz, M., Shindle, D., Howard, J., Wildt, D.E., Penfold, L.M., Hostetler, J.A., Oli, M.K. & O'Brien, S.J. 2010. Genetic Restoration of the Florida Panther. *Science* **329**, 1641.
- Jutila, E., Koljonen, M.-L. & Koskiniemi, J. 2015. *Taimenen perinnöllinen erilaistuminen ja hoidon järjestäminen Isojoen vesistöissä*. Luonnovara- ja biotalouden tutkimus 52/2015, Luonnonvarakeskus.
- Jutila, E., Koljonen, M.-L. & Koskiniemi, J. 2016. *Kauhajoen vesistön taimenkantojen geneettinen rakenne ja hoitosuositus*. Luonnonvara- ja biotalouden tutkimus 42/2016, Luonnonvarakeskus.
- Jäkäläniemi, A., Tuomi, J., Siikamäki, P. & Kilpiä, A. 2005. Colonization-extinction and patch dynamics of the perennial riparian plant, *Silene tatarica*. *Journal of Ecology* **93**, 670-680.

- Jørgensen, H.B.H., Hansen, M.M., Bekkevold, D., Ruzzante, D.E. & Loeschcke, V. 2005. Marine landscapes and population genetic structure of herring (*Clupea harengus* L.) in the Baltic Sea. *Molecular Ecology* **14**, 3219-3234.
- Jørgensen, H.B.H., Pertoldi, C., Hansen, M.M., Ruzzante, D.E. & Loeschcke, V. 2008. Genetic and environmental correlates of morphological variation in a marine fish: the case of Baltic Sea herring (*Clupea harengus*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **65**, 389-400.
- Kahilainen, K.K., Teacher, A.G.F., Kähkönen, K., Vinni, M., Lehtonen, H. & Merilä J. 2011. First record of natural hybridization and introgression between pikeperch (*Sander lucioperca*) and perch (*Perca fluviatilis*). *Annales Zoologici Fennici* **48**, 39-44.
- Kahilainen, A., Keränen, I., Kuitunen, K., Kotiaho, J. & Knott, K.E. 2014. Interspecific interactions influence contrasting spatial genetic structures in two closely related damselfly species. *Molecular Ecology* **23**, 4976-4988.
- Kaijomaa, V.-M., Turunen, T. & Peura, H. 2011. *Saimaan järvilohen hoito-ohjelma*. Pohjois-Karjalan elinkeino-, liikenne- ja ympäristökeskuksen julkaisuja 3/2011.
- Kangas, V.-M., Kvist, L., Laaksonen, S., Nygrén, T. & Aspi, J. 2013. Present genetic structure revealed by microsatellites reflects recent history of the Finnish moose (*Alces alces*). *European Journal of Wildlife Research* **59**, 613-627.
- Kangas, V.-M., Kvist, L., Kholodova, M., Nygrén, T., Danilov, P., Panchenko, D., Fraimont, A. & Aspi, J. 2015. Evidence of post-glacial secondary contact and subsequent anthropogenic influence on the genetic composition of Fennoscandian moose (*Alces alces*). *Journal of Biogeography* **42**, 2197-2208.
- Kansallinen vieraslajistrategia 2012. Maa- ja metsätalousministeriö.
- Kardos, M., Luikart, G. & Allendorf, F.W. 2015. Measuring individual inbreeding in the age of genomics: marker-based measures are better than pedigrees. *Heredity* **115**, 63-72.
- Karell, P., Ahola, K., Karstinen, T., Valkama, J. & Brommer, J.E. 2011. Climate change drives microevolution in a wild bird. *Nature Communications* **2**, 208.
- Kawecki, T.J. & Ebert, D. 2004. Conceptual issues in local adaptation. *Ecology Letters* **7**, 1225-1241.
- Kekkonen, J., Seppä, P., Hanski, I.K., Jensen, H., Väisänen, R.A. & Brommer, J.E. 2011a. Low genetic differentiation in a sedentary bird: house sparrow population genetics in a contiguous landscape. *Heredity* **106**, 183-190.
- Kekkonen, J., Hanski, I.K., Jensen, H., Väisänen, R.A. & Brommer, J.E. 2011b. Increased genetic differentiation in house sparrows after a strong population decline: From panmixia towards structure in a common bird. *Biological Conservation* **144**, 2931-2940.
- Kekkonen, J., Wikström, M. & Brommer, J.E. 2012. Heterozygosity in an Isolated Population of a Large Mammal Founded by Four Individuals Is Predicted by an Individual-Based Genetic Model. *Plos ONE* **7**, e43482.
- Keller, L.F. & Waller, D.M. 2002. Inbreeding effects in wild populations. *TRENDS in Ecology & Evolution* **17**, 230-241.
- Koen, E.L., Bowman, J., Murray, D.L. & Wilson, P.J. 2014. Climate change reduces genetic diversity of Canada lynx at the trailing range edge. *Ecography* **37**, 754-762.
- Kõiv, K., Gross, R., Paaver, T. & Kuehn, R. 2008. Isolation and characterization of first microsatellite markers for the noble crayfish, *Astacus astacus*. *Conservation Genetics* **9**, 1703-1706.
- Koivisto, M. (toim.) 2004. *Jääkaudet*. Werner Söderström Osakeyhtiö.
- Kokko, H., Helle, E., Lindström, J., Ranta, E., Sipilä, T. & Courchamp, F. 1999. Backcasting populations sizes of ringed and grey seals in the Baltic and Lake Saimaa during the 20th century. *Annales Zoologici Fennici* **36**, 65-73.
- Koljonen, M.-L., Tähtinen, J., Säisä, M. & Koskiniemi, J. 2002. Maintenance of genetic diversity of Atlantic salmon (*Salmo salar*) by captive breeding programmes and the geographic distribution of microsatellite variation. *Aquaculture* **212**, 69-92.

- Koljonen, M.-L., Syrjänen, J.T., Koskiniemi, J. & Heinimaa, P. 2018. *Päijänteiden ja sen latvavesien taimenkantojen geneettiset resurssit*. Luonnonvara- ja biotalouden tutkimus 6/2018, Luonnonvarakeskus.
- Kontula, T. & Väinölä, R. 2001. Postglacial colonization of Northern Europe by distinct phylogeographic lineages of the bullhead, *Cottus gobio*. *Molecular Ecology* **10**, 1983-2002.
- Kopatz, A., Eiken, H.G., Hagen, S.B., Ruokonen, M., Esparza-Salas, R., Schregel, J., Kojola, I., Smith, M.E., Warttinen, I., Aspholm, P.E., Wikan, S., Rykov, A.M., Makarova, O., Polikarpova, N., Tirronen, K.F., Danilov, P.I. & Aspi, J. 2012. Connectivity and population subdivision at the fringe of a large brown bear (*Ursus arctos*) population in North Western Europe. *Conservation Genetics* **13**, 681-692.
- Kopatz, A., Eiken, H.G., Aspi, J., Kojola, I., Tobiassen, C., Tirronen, K.F., Danilov, P.I. & Hagen, S.B. 2014. Admixture and Gene Flow from Russia in the Recovering Northern European Brown Bear. *Plos ONE* **9**, e97558.
- Koskela, A. 2013. Wolverine habitat selection, diet, and conservation genetics. *Acta Universitatis Ouluensis, A Scientiae Rerum Naturalium* 614. Doctoral thesis, University of Oulu.
- Koskinen, M.T., Ranta, E., Piironen, J., Veselov, A., Titov, S., Haugen, T.O., Nilsson, J., Carlstein, M. & Primmer, C.R. 2000. Genetic lineages and postglacial colonization of grayling (*Thymallus thymallus*, Salmonidae) in Europe, as revealed by mitochondrial DNA analyses. *Molecular Ecology* **9**, 1609-1624.
- Koskinen, M.T., Piironen, J. & Primmer, C.R. 2001. Interpopulation genetic divergence in European grayling (*Thymallus thymallus*, Salmonidae) at a microgeographic scale: implications for conservation. *Conservation Genetics* **2**, 133-143.
- Koskinen, M.T., Nilsson, J., Veselov, A.J., Potutkin, A.G., Ranta, E. & Primmer, C.R. 2002. Microsatellite data resolve phylogeographic patterns in European grayling, *Thymallus thymallus*, Salmonidae. *Heredity* **88**, 391-401.
- Krebs, C.J. 2001. *Ecology: The Experimental Analysis of Distribution and Abundance*. Viides painos, Benjamin Cummings.
- Kreivi, M., Rautiainen, P., Aspi, J. & Hyvärinen, M. 2005. Genetic structure and gene flow in an endangered perennial grass, *Arctophila fulva* var. *pendulina*. *Conservation Genetics* **6**, 683-696.
- Kreivi, M., Aspi, J. & Leskinen, E. 2011. Regional and local spatial genetic structure of Siberian primrose populations in Northern Europe. *Conservation Genetics* **12**, 1551-1563.
- Kronenberg, J.A., Funk, W.C., Smith, J.W., Fitzpatrick, S.W., Angeloni, L.M., Broder, E.D. & Ruell, E.W. 2017. Testing the demographic effects of divergent immigrants on small populations of Trinidadian guppies. *Animal Conservation* **20**, 3-11.
- Kuparinen, A. & Merilä, J. 2007. Detecting and managing fisheries-induced evolution. *TRENDS in Ecology & Evolution* **22**, 652-659.
- Kuparinen, A. & Festa-Bianchet, M. 2017. Harvest-induced evolution: insights from aquatic and terrestrial systems. *Philosophical transactions of the Royal Society B* **372**, 20160036.
- Kvist, L., Ruokonen, M., Thessing, A., Lumme, J. & Orell, M. 1998. Mitochondrial control region polymorphism reveal high amount of gene flow in Fennoscandian willow tits (*Parus montanus borealis*). *Hereditas* **128**, 133-143.
- Kvist, L., Ruokonen, M., Lumme, J. & Orell, M. 1999a. The colonization history and present-day populations structure of the European great tit (*Parus major major*). *Heredity* **82**, 495-502.
- Kvist, L., Ruokonen, M., Lumme, J. & Orell, M. 1999b. Different population structures in northern and southern populations of the European blue tit (*Parus caeruleus*). *Journal of Evolutionary Biology* **12**, 798-805.
- Kvist, L., Martens, J., Higuchi, H., Nazarenko, A.A., Valchuk, O.P. & Orell, M. 2003. Evolution and genetic structure of the great tit (*Parus major*) complex. *Proceedings of the Royal Society B* **270**, 1447-1454.
- Kvist, L., Viiri, K., Dias, P.C., Rytönen, S. & Orell, M. 2004. Glacial history and colonization of Europe by the blue tit *Parus caeruleus*. **35**, 352-359.



- Kvist, L., Aminian, L., Rouger, R., Kreivi, M., Laurila, M., Hyvärinen, M., Aspi, J. & Markkola, M. 2015. A climatic relict or a long distance disperser: conservation genetics of an Arctic disjunct polyploid plant. *Conservation Genetics* **16**, 1489-1499.
- Laaka-Lindberg, S., Edesi, J., Ruotsalainen, A.-L. & Hyvärinen, M. 2018. Sammalten etäsuojeluopas. *Ulmus* **16**, 1-26.
- Lacy, R.C. 1987. Loss of Genetic Diversity from Managed Populations: Interacting Effects of Drift, Mutation, Immigration, Selection, and Population Subdivision. *Conservation Biology* **1**, 143-158.
- Lacy, R.C. 1997. Importance of Genetic Variation to the Viability of Mammalian Populations. *Journal of Mammalogy* **78**, 320-335.
- Laikre, L. 2010. Genetic diversity is overlooked in international conservation policy implementation. *Conservation Genetics* **11**, 349-354.
- Laikre, L., Allendorf, F.W., Arner, L.C., Baker, C.S., Gregovich, D.P., Hansen, M.M., Jackson, J.A., Kendall, K., McKelvey, K.S., Neel, M.C., Olivieri, I., Ryman, N., Schwartz, M.K., Short Bull, R., Stetz, J.B., Tallmon, D.A., Taylor, B.L., Vojta, C.D., Waller, D.M. & Waples, R.S. 2009. Neglect of Genetics Diversity in Implementation of the Convention on Biological Diversity. *Conservation Biology* **24**, 86-88.
- Laikre, L., Jansson, M., Allendorf, F.W., Jakobsson, S. & Ryman, N. 2013. Hunting Effects on Favourable Conservation Status of Highly Inbred Swedish Wolves. *Conservation Biology* **27**, 248-253.
- Laikre, L., Lundmark, C., Jansson, E., Wennerström, L., Edman, M. & Sandström, A. 2016a. Lack of recognition of genetic biodiversity: International policy and its implementation in Baltic Sea marine protected areas. *Ambio* **45**, 661-680.
- Laikre, L., Olsson, F., Jansson, E., Hössjer, O. & Ryman, N. 2016b. Metapopulation effective size and conservation genetic goals for the Fennoscandian wolf (*Canis lupus*) population. *Heredity* **117**, 279-289.
- Laine, V.N., Lilley, T., Norrdahl, K. & Primmer, C.R. 2013. Population genetics of Daubenton's bat (*Myotis daubentonii*) in the Archipelago Sea, SW Finland. *Annales Zoologici Fennici* **50**, 303-315.
- Lamichhaney, S., Han, F., Webster, M.T., Andersson, L., Grant, B.R. & Grant, P.R. 2018. Rapid hybrid speciation in Darwin's finches. *Science* **359**, 224-228.
- Lampila, S., Kvist, L., Wistbacka, R. & Orell, M. 2009. Genetic diversity and population differentiation in the endangered Siberian flying squirrel (*Pteromys Volans*) in a fragmented landscape. *European Journal of Wildlife Research* **55**, 397-406.
- Lankau, R.A. & Strauss, S.Y. 2007. Mutual feedbacks Maintain Both Genetic and Species Diversity in a Plant Community. *Science* **317**, 1561-1563.
- Lansink, G. 2017. Non-invasive genetic monitoring of wolverines (*Gulo gulo*) in Finland: a microsatellite analysis of hairs. Master's thesis, University of Oulu.
- Law, R. 2000. Fishing, selection, and phenotypic evolution. *ICES Journal of Marine Science* **57**, 659-668.
- Law, R. 2007. Fisheries-induced evolution: present status and future directions. *Marine Ecology Progress Series* **335**, 271-277.
- Lee, C.E. 2002. Evolutionary genetics of invasive species. *TRENDS in Ecology and Evolution* **17**, 386-391.
- Leimu, R. & Fischer, M. 2008. A Meta-Analysis of Local Adaptation in Plants. *PLoS ONE* **3**, 1-9.
- Leimu, R., Mutikainen, P., Koricheva, J. & Fischer, M. 2006. How general are positive relationships between plant population size, fitness and genetic variation? *Journal of Ecology* **94**, 942-952.
- Leimu, R., Vergeer, P., Angeloni, F. & Ouborg, J. 2010. Habitat fragmentation, climate change, and inbreeding in plants. *Annals of the New York Academy of Sciences* **1195**, 84-98.
- Lenormand, T. 2002. Gene flow and the limits to natural selection. *TRENDS in Ecology and Evolution* **17**, 183-189.
- Levy, S.E. & Myers, R.M. 2016. Advancements in Next-Generation Sequencing. *Annual Review of Genomics and Human Genetics* **17**, 95-115.
- Levänen, R., Kunnasranta, M. & Pohjoismäki, J. 2018a. Mitochondrial DNA introgression at the northern edge of the brown hare (*Lepus europaeus*) range. *Annales Zoologici Fennici* **55**, 15-24.

- Levänen, R., Thulin, C.-G., Spong, G. & Pohjoismäki, J.L.O. 2018b. Widespread introgression of mountain hare genes into Fennoscandian brown hare populations. *Plos ONE* **13**, e0191790.
- Li, S.-L., Vasemägi, A. & Ramula, S. 2016. Genetic variation and population structure of the garden escaper *Lupinus polyphyllus* in Finland. *Plant Systematics and Evolution* **302**, 399-407.
- Liberg, O., Andrén, H., Pedersen, H.-C., Sand, H., Sejberg, D., Wabakken, P., Åkesson, M. & Bensch S. 2005. Severe inbreeding depression in a wolf (*Canis lupus*) population. *Biology Letters* **1**, 17-20.
- Lindqvist-Kreuze, H., Koponen, H. & Valkonen, J.P.T. 2003. Genetic diversity of arctic bramble (*Rubus arcticus* L. subsp. *arcticus*) as measured by amplified fragment length polymorphism. *Canadian Journal of Botany* **81**, 805-813.
- Liukko, U.-M., Henttonen, H., Hanski, I.K., Kauhala, K., Kojola, I., Kyheröinen, E.-M. & Pitkänen, J. 2016. Suomen nisäkkäiden uhanalaisuus 2015 - The 2015 Red List of Finnish Mammal Species. Ympäristöministeriö & Suomen ympäristökeskus.
- Liukkonen-Anttila, T., Rätti, O., Kvist, L., Helle, P. & Orell, M. 2004. Lack of genetic structuring and subspecies differentiation in the capercaillie (*Tetrao urogallus*) in Finland. 2004. *Annales Zoologici Fennici* **41**, 619-633.
- Lundqvist, A-C, Andersson, S. & Lönn, M. 2008. Genetic variation in wild plants and animals in Sweden – A review of case studies from the perspective of conservation genetics. 2008. *Swedish Environmental Protection Agency report* **5786**, 1-109.
- Luonnon puolesta – ihmisen hyväksi: Suomen luonnon monimuotoisuuden suojelun ja kestävän käytön toimintaohjelma 2013-2020.
- Lynch, M. 2007. The frailty of adaptive hypotheses for the origins of organismal complexity. *PNAS* **104**, 8597-8604.
- Lynch, M. & Lande, R. 1998. The critical effective size for a genetically secure population. *Animal Conservation* **1**, 70-72.
- Madsen, T. Stille, B. & Shine, R. 1996. Inbreeding depression in an isolated population of adders *Vipera berus*. *Biological Conservation* **75**, 113-118.
- Madsen, T., Shine, R., Olsson, M. & Wittzell, H. 1999. Restoration of an Inbred adder population. *Nature* **402**, 34-35.
- Madsen, T., Ujvari, B. & Olsson, M. 2004. Novel genes continue to enhance population growth in adders (*Vipera berus*). *Biological Conservation* **120**, 145-147.
- Makkonen, J., Kokko, H. & Jussila, J. 2015. Mitochondrial cytochrome oxidase I gene analysis indicates a restricted genetic background in Finnish noble crayfish (*Astacus astacus*) stocks. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems* **416**, 1-11.
- Mallet, J. 2005. Hybridization as an invasion of the genome. *TRENDS in Ecology and Evolution* **20**, 229-237.
- Mallet, J. 2007. Hybrid speciation. *Nature Reviews* **446**, 279-283.
- Mallet, J. 2008. Hybridization, ecological races and the nature of species: empirical evidence for the ease of speciation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* **363**, 2971-2986.
- Marjakangas, A., Alhainen, M., Fox, A.D., Heinicke, T., Madsen, J., Nilsson, L. & Rozenfeld, S. 2015. International Single Species Action Plan for the Conservation of the Taiga Bean Goose *Anser fabalis fabalis*. The Finnish Wildlife Agency & The Finnish Ministry of Agriculture and Forestry, AEW Technical Series **56**, 1-33.
- Martinez-Bakker, M.E., Sell, S.K., Swanson, B.J., Kelly, B.P. & Tallmon, D.A. 2013. Combined Genetic and Telemetry Data Reveal High Rates of Gene Flow, Migration, and Long-Distance Dispersal Potential in Arctic Ringed Seals (*Pusa hispida*). 2013. *PLoS ONE* **8**, 1-17.
- Mattila, A.L.K., Duploux, A., Kirjokangas, M., Lehtonen, R., Rastas, P. & Hanski, I. 2012. High genetic load in an old isolated butterfly population. *PNAS* **20**, 2496-2505.
- Mattila, H.R. & Seeley, T.D. 2007. Genetic Diversity in Honey Bee Colonies Enhances Productivity and Fitness. *Science* **317**, 362-364.

- Mayr, E. 1942. *Systematics and the Origin of Species from the Viewpoint of a Zoologist*. Columbia University Press.
- Mayr, E. 1963. *Animal Species and Evolution*. The Belknap Press of Harvard University Press.
- Mayr, E. 2001. *Evoluutio*. Suom. Kaaro, J. Werner Söderström Osakeyhtiö.
- McCarthy, E.M. 2006. *Handbook of Avian Hybrids of the World*. Oxford University Press.
- McNeely, J.A., Miller, K.R., Reid, W.V., Mittermeier, R.A. & Werner, T.B. 1990. *Conserving the World's Biological Diversity*. International Union for Conservation of Nature and Natural Resources, World Resources Institute, Conservation International, World Wildlife Fund-US and the World Bank, Switzerland & Washington.
- McQuillan, R., Leutenegger, A.-L., Abdel-Rahman, R., Franklin, C.S., Pericic, M., Barac-Lauc, L., Smolej-Narancic, N., Janicijevic, B., Polasek, O., Tenesa, A., MacLeod, A.K., Farrington, S.M., Rudan, P., Hayward, C., Vitart, V., Rudan, I., Wild, S.H., Dunlop, M.G., Wright, A.F., Campbell, H. & Wilson, J.F. 2008. Runs of Homozygosity in European Population. *The American Journal of Human Genetics* **83**, 359-372.
- Meirmans, P.G. & Hedrick, P.W. 2011. Assessing population structure:  $F_{ST}$  and related measures. *Molecular Ecology Resources*. **11**, 5-18.
- Meldgaard, T., Crivelli, A.J., Jesensek, D., Poizat, G., Rubin, J.-F. & Berrebi, P. 2007. Hybridization mechanisms between the endangered marble trout (*Salmo marmoratus*) and the brown trout (*Salmo trutta*) as revealed by in-stream experiments. *Biological Conservation* **136**, 602-611.
- Merilaita, S. 2001. Habitat heterogeneity, predation and gene flow: colour polymorphism in the isopod, *Idotea baltica*. *Evolutionary Ecology* **15**, 103-116.
- Merilä, J. 2012. Evolution in response to climate change: In pursuit of the missing evidence. *Bioessays* **34**, 811-818.
- Merilä, J. & Hendry, A.P. 2013. Climate change, adaptation and phenotypic plasticity: the problem and the evidence. *Evolutionary Applications* **7**, 1-14.
- Milankov, V., Francuski, L., Ludoški, J., Ståhls, G. & Vujić, A. 2010a. Estimating genetic and phenotypic diversity in a northern hoverfly reveals lack of heterozygosity correlated with significant fluctuating asymmetry of wing traits. *Journal of Insect Conservation* **14**, 77-88.
- Milankov, V., Francuski, L., Ludoški, J., Ståhls, G. & Vujić, A. 2010b. Genetic structure and phenotypic diversity of two northern populations of *Cheilosia* aff. *longula* (Diptera: Syrphidae) has implications for evolution and conservation. *European Journal of Entomology* **107**, 305-315.
- Mills, L.S. & Allendorf, F.W. 1996. The One-Migrant-per-Generation Rule in Conservation and Management. *Conservation Biology* **10**, 1509-1518.
- Miranto, M. (toim.) 2017. *Etäsuojelijan opas*. Luonnontieteellinen keskusmuseo LUOMUS.
- Moisio, P. 2008. Harmaahylkeen (*Halichoerus grypus*) geneettinen monimuotoisuus ja populaatiorakenne Suomen merialueilla. Pro gradu, Oulun yliopisto.
- Møller Hansen, M., Andersen, L.W., Aspi, J. & Fredrickson, R. 2011. Evaluation of the conservation genetic basis of management of grey wolves in Sweden. Rovdjurens bevarandestatus. *SOU* **2011:37**, 101-135.
- Moritz, C. 1994. Defining 'Evolutionarily Significant Units' for conservation. *TREE 100th Issue Essays* **9**, 373-375.
- Moussy, C., Arlettaz, R., Copete, J.L., Dale, S., Dombrovski, V., Elts, J., Lorrillière, R., Marja, R., Pasquet, E., Piha, M., Seimola, T., Selstam, G. & Jiguet, F. 2018. The genetic structure of the European breeding populations of a declining farmland bird, the ortolan bunting (*Emberiza hortulana*), reveals conservation priorities. *Conservation Genetics* **19**, 909-922.
- Mucci, N., Arrendal, J., Anson, H., Bailey, M., Bodner, M., Delibes, M., Ferrando, A., Fournier, P., Fournier, C., Godoy, J.A., Hajkova, P., Hauer, S., Moen Heggberget, T., Heidecke, D., Kirjavainen, H., Krueger, H.-H., Kvaloy, K., Lafontaine, L., Lanszki, J., Lemarchand, C., Liukko, U.-M., Loeschke, V., Ludwig, G., Madsen, A.B., Mercier, L., Ozolins, J., Paunovic, M., Pertoldi, C., Piriz, A., Prigioni, C., Santos-Reis, M., Sales Luis, T., Stjernberg, T., Schmid, H., Suchentrunk, F., Teubner, J., Tornberg, R., Zinke, O.



- & Randi, E. 2010. Genetic diversity and landscape genetic structure of otter (*Lutra lutra*) populations in Europe. *Conservation Genetics* **11**, 583-599.
- Muhlfeld, C.C., Kalinowski, S.T., McMahon, T.E., Taper, M.L., Painter, S., Leary, R.F. & Allendorf, F.W. 2009. Hybridization rapidly reduces fitness of a native trout in the wild. *Biology Letters* **5**, 1-4.
- Mysterud, A. 2011. Selective harvesting of large mammals: how often does it result in directional selection? *Journal of Applied Ecology* **48**, 827-834.
- Mäkinen, H.S., Cano, J.M. & Merilä, J. 2006. Genetic relationships among marine and freshwater populations of the European three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) revealed by microsatellites. *Molecular Ecology* **15**, 1519-1534.
- Nagy, A.-M. & Korpelainen, H. 2015. Population genetics of Himalayan balsam (*Impatiens glandulifera*): comparison of native and introduced populations. *Plant Ecology and Diversity* **8**, 317-321.
- Nieminen, M. & Ahola, A. (toim.) 2017. *Euroopan unionin luontodirektiivin liitteen IV lajien (pl. lepakot) esittely*. Ympäristöministeriö.
- Nieminen, M., Singer, M.C., Fortelius, W., Schöps, K. & Hanski, I. 2001. Experimental Confirmation that Inbreeding Depression Increases Extinction Risk in Butterfly Populations. *The American Naturalist* **157**, 237-244.
- Niinikoski, P. & Korpelainen, H. 2015. Population genetics of the invasive giant hogweed (*Heracleum* sp.) in a northern European region. *Plant Ecology* **216**, 1155-1162.
- Norén, K., Carmichael, L., Dalén, L., Hersteinsson, P., Samelius, G., Fuglei, E., Kapel, C.M.O., Menyushina, I., Strobeck, C. & Angerbjörn, A. 2011. Arctic fox *Vulpes lagopus* population structure: circumpolar pattern and processes. *Oikos* **120**, 873-885.
- Nygrén, T., Pusenius, J., Tiilikainen, R. & Korpelainen, J. 2007. Moose antler type polymorphism: age and weight dependent phenotypes and phenotype frequencies in space and time. *Annales Zoologici Fennici* **44**, 445-461.
- Nyman, T., Valtonen, M., Aspi, J., Ruokonen, M., Kunnasranta, M. & Palo, J.U. 2014. Demographic histories and genetic diversities of Fennoscandian marine and landlocked ringed seal subspecies. *Ecology and Evolution* **4**, 3420-3434.
- Nyström, V., Angerbjörn A. & Dalén L. 2006. Genetic consequences of a demographic bottleneck in the Skandinavian arctic fox. *OIKOS* **114**, 84-94.
- O'Grady, J.J., Reed, D.H., Brook, B.W. & Frankham, R. 2004. What are the best correlates of predicted extinction risk? *Biological Conservation* **118**, 513-520.
- O'Grady, J.J., Brook, B.W., Reed, D.H., Ballou, J.D., Tonkyn, D.W. & Frankham, R. 2006. Realistic levels of inbreeding depression strongly affect extinction risk in wild populations. *Biological Conservation* **133**, 42-51.
- Olden, J.D., Poff, N.L., Douglas, M.R., Douglas, M.E. & Fausch, K.D. 2004. Ecological and evolutionary consequences of biotic homogenization. *TRENDS in Ecology and Evolution* **19**, 18-24.
- Orell, M., Lahti, K., Koivula, K., Rytönen, S. & Welling, P. 1999. Immigration and gene flow in a northern willow tit (*Parus montanus*) population. *Journal of Evolutionary Biology* **12**, 283-295.
- Ottenburghs, J., van Hooft, P., van Wieren, S.E., Ydenberg, R.C. & Prins, H.H.T. 2016. Hybridization in geese: a review. *Frontiers in Zoology* **13:20**, 1-9.
- Ouborg, N.J., Pertoldi, C., Loeschke, V., Bijlsma, R.K. & Hedrick, P.W. 2010. Conservation genetics in transition to conservation genomics. *Trends in Genetics* **26**, 177-187.
- Oulasvirta, P., (toim.) Aspholm, P.E., Kangas, M., Larsen, B.M., Luhta, P.-L., Moilanen, E., Olofsson, P., Salonen, J., Veersalu, A., Vällilä, S. & Taskinen, J. 2015. Raakku! Freshwater pearl mussel in northern Fennoscandia. *Metsähallitus, Metsähallituksen luonnonsuojelujulkaisuja sarja A* **214**, 1-237.
- Painter, J.N., Siitonen, J. & Hanski, I. 2007. Phylogeographical patterns and genetic diversity in three species of Eurasian boreal forest beetles. *Biological Journal of Linnean Society* **91**, 267-279.

- Palo, J.U., Mäkinen, H.S., Helle, E., Stenman, O. & Väinölä, R. 2001. Microsatellite variation in ringed seals (*Phoca hispida*): genetic structure and history of the Baltic Sea population. *Heredity* **86**, 609-617.
- Palo, J.U., Hyvärinen, H., Helle, E., Mäkinen, H.S. & Väinölä, R. 2003. Postglacial loss of microsatellite variation in the landlocked Lake Saimaa ringed seal. *Conservation Genetics* **4**, 117-128.
- Palsbøll, P.J., Bérubé, M. & Allendorf, F.W. 2006. Identification of management units using population genetic data. *TRENDS in Ecology and Evolution* **22**, 11-16.
- Pamilo, P. & Savolainen, O. 1999. Post-glacial colonization, drift, local selection and conservation value of populations: a northern perspective. *Hereditas* **130**, 229-238.
- Pamilo, P., Roininen, E., Ruokonen, M. & Aspi, J. 2007. Luonnonsuojelun genetiikka. *Luonnon tutkija* **1**, 4-10.
- Parmesan, C. 2006. Ecological and Evolutionary Responses to Recent Climate Change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **37**, 637-669.
- Parmesan, C. & Yohe, G. 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* **421**, 37-42.
- Parmesan, C., Ryrholm, N., Stefanescu, C., Hill, J.K., Thomas, C.D., Descimon, H., Huntley, B., Kaila, L., Kullberg, J., Tammaru, T., Tennent, W.J., Thomas, J.A. & Warren, M. 1999. Poleward shifts in geographical ranges of butterfly species associated with regional warming. *Nature* **399**, 579-583.
- Pauls, S.U., Nowak, C., Bálint, M. & Pfenninger, M. 2013. The impact of global climate change on genetic diversity within populations and species. *Molecular Ecology* **22**, 925-946.
- Pekkala, N., Knott, K.E., Kotiaho, J.S., Nissinen, K. & Puurtinen, M. 2012. The benefits of interpopulation hybridization diminish with increasing divergence of small populations. *Journal of Evolutionary Biology* **25**, 2181-2193.
- Pertoldi, C., Tokarska, M., Wójcik, Kawalko, A., Randi, E., Kristensen, T.N., Loeschcke, V., Coltman, D., Wilson, G.A., Gregersen, V.R. & Bendixen, C. 2010. Phylogenetic relationships among the European and American bison and seven cattle breeds reconstructed using the BovineSNP50 Illumina Genotyping BeadChip. *Acta Theriologica* **55**, 97-108.
- Peterson, R.O., Vucetich, J.A. & Hoy, S.R. 2018. *Ecological Studies of Wolves on Isle Royale, Annual Report 2017-2018*. School of Forest Resources and Environmental Science, Michigan Technological University.
- Pfennig, K.S. 2007. Facultative Mate Choice Drives Adaptive Hybridization. *Science* **318**, 965-967.
- Pfennig, K.S. & Simovich, M.A. 2002. Differential selection to avoid hybridization in two toad species. *Evolution* **56**, 1840-1848.
- Phillips, B.L. & Shine, R. 2004. Adapting to an invasive species: Toxic cane toads induce morphological change in Australian snakes. *PNAS* **101**, 17150-17155.
- Phillips, B.L. & Shine, R. 2006. An invasive species induces rapid adaptive change in a native predator: cane toads and black snakes in Australia. *Proceedings of the Royal Society B, Biological Sciences* **273**, 1545-1550.
- Phillips, B.L., Brown, G.P., Webb, J.K. & Shine, R. 2006. Invasion and the evolution of speed in toads. *Nature* **439**, 803.
- Pigeon, G., Festa-Bianchet, M., Coltman, D.W. & Pelletier, F. 2016. Intense selective hunting leads to artificial evolution in horn size. *Evolutionary Applications* **9**, 521-530.
- Piironen, J., Koljonen, M.-L. & Koskiniemi, J. 2016. Vuoksen vesistön ja Mäntyharjun reitin taimenkantojen geneettinen kartoitus. *Luonnonvara- ja biotalouden tutkimus, Luonnonvarakeskus* **7/2016**, 1-20.
- Pimm, S.L., Dollar, L. & Bass Jr, O.L. 2006. The genetic rescue of the Florida Panther. *Animal Conservation* **9**, 115-122.
- Pohjanmies, T., Tack, A.J.M., Pulkkinen, P., Elshibli, S., Vakkari, P. & Roslin, T. 2015. Genetic diversity and connectivity shape herbivore load within an oak population at its range limit. *Ecosphere* **6**, 1-11.

- Ponnikas, S., Kvist, L., Ollila, T., Stjernberg, T. & Orell, M. 2013. Genetic structure of an endangered raptor at individual and population levels. *Conservation Genetics* **14**, 1135-1147.
- Ponnikas, S., Ollila, T. & Kvist, L. 2017. Turnover and post-bottleneck genetic structure in a recovering population of Peregrine Falcons *Falco peregrinus*. *Ibis* **159**, 311-323.
- Primmer, C.R. 2009. From Conservation Genetics to Conservation Genomics. *Annals of the New York Academy of Sciences* **1162**, 357-368.
- Proaktor, G., Coulson, T. & Milner-Gulland, E.J. 2007. Evolutionary responses to harvesting in ungulates. *Journal of Animal Ecology* **76**, 669-678.
- Pulliainen, E. 1999. Suurpetomme: Karhu, susi, ahma, ilves. Arcticmedia.
- Pääkkönen, S. 2008. Fennoskandian ilveksen (*Lynx lynx*) geneettinen muuntelu ja populaatiorakenne. Pro gradu, Oulun yliopisto.
- Pöyry, J., Luoto, M., Heikkinen, R.K., Kuussaari, M. & Saarinen, K. 2009. Species traits explain recent range shifts of Finnish butterflies. *Global Change Biology* **15**, 732-743.
- Rahel, F.J. & Olden, J.D. 2008. Assessing the Effects of Climate Change on Aquatic Invasive Species. *Conservation Biology* **22**, 521-533.
- Rahel, F.J., Bierwagen, B. & Taniguchi, Y. 2008. Managing Aquatic Species of Conservation Concern in the Face of Climate Change and Invasive Species. *Conservation Biology* **22**, 551-561.
- Ralls, K., Ballou, J.D., Dudash, M.R., Eldridge, M.D.B., Fenster, C.B., Lacy, R.C., Sunnucks, P. & Frankham, R. 2018. Call for a Paradigm Shift in the Genetic Management of Fragmented Populations. *Conservation Letters* **11**, 1-6.
- Rassi, P., Hyvärinen, E., Juslén, A. & Mannerkoski, I. 2010. Suomen lajien uhanalaisuus - Punainen kirja 2010 – The 2010 Red List of Finnish Species. *Ympäristöministeriö & Suomen ympäristökeskus*.
- Ratkiewicz, M., Matosiuk, M., Saveljev, A.P., Sidorovich, V., Ozolins, J., Männil, P., Balčiauskas, L., Kojola, I., Okarma, H., Kowalczyk, R., Schmidt & K. 2014. Long-Range Gene Flow and the Effects of Climatic and Ecological Factors on Genetic Structuring in a Large, Solitary Carnivore: The Eurasian Lynx. *PLoS ONE* **9**, 1-29.
- Ratnasingham, S. & Hebert, P.D.N. 2007. BOLD: The Barcode of Life Data System. *Molecular Ecology Notes* **7**, 355-364.
- Reed, D.H. 2005. Relationship between Population Size and Fitness. *Conservation biology*, **19** 563-568.
- Reed, D.H. & Frankham, R. 2003. Correlation between Fitness and Genetic Diversity. *Conservation biology* **17**, 230-237.
- Reed, D.H., Briscoe, D.A. & Frankham, R. 2002. Inbreeding and extinction: The effect of environmental stress and lineage. *Conservation Genetics* **3**, 301-307.
- Reed, D.H., O'Grady, J.J., Brook, B.W., Ballou, J.D. & Frankham, R. 2003a. Estimates of minimum viable population sizes for vertebrates and factors influencing those estimates. *Biological Conservation* **113**, 23-34.
- Reed, D.H., Lowe, E.H., Briscoe, D.A. & Frankham, R. 2003b. Fitness and adaptation in a novel environment: effect of inbreeding, prior environment, and lineage. *Evolution* **57**, 1822-1828.
- Reed, D.H., Nicholas, A.C. & Stratton, G.E. 2007. Genetic quality of individuals impacts population dynamics. *Animal Conservation* **10**, 275-283.
- Reusch, T.B.H. & Wood, T.E. 2007. Molecular ecology of global change. *Molecular Ecology* **16**, 3973-3992.
- Rhymer, J.M. & Simberloff, D. 1996. Extinction by hybridization and introgression. *Annual Review of Ecology and Systematics* **27**, 83-109.
- Rieseberg, L.H. 1997. Hybrid origins of plant species. *Annual review of Ecology and Systematics* **28**, 359-389.
- Rieseberg, L.H. 2009. Evolution: Replacing Genes and Traits through Hybridization. *Current Biology* **19**, 119-122.



- Rieseberg, L.H., Raymond, O., Rosenthal, D.M., Lai, Z., Livingstone, K., Nakazato, T., Durphy, J.L., Schwarzbach, A.E., Donovan, L.A. & Lexer, C. 2003. Major Ecological Transitions in Wild Sunflowers Facilitated by Hybridization. *Science* **301**, 1211-1216.
- Rodríguez-Muñoz, R., del Valle, C.R., Bañuelos, M.J. & Mirol, P. 2015. Revealing the consequences of male-biased trophy hunting on the maintenance of genetic variation. *Conservation Genetics* **16**, 1375-1394.
- Rueness, E.K., Naidenko, S., Trosvik, P. & Stenseth, N.C. 2014. Large-Scale Genetic Structuring of a Widely Distributed Carnivore – The Eurasian Lynx (*Lynx lynx*). *PLoS ONE* **9**, 1-11.
- Ruokonen, M., Kvist, L., Tegelström, H. & Lumme, J. 2000. Goose hybrids, captive breeding and restocking of the Fennoscandian populations of the Lesser White-fronted goose (*Anser erythropus*). *Conservation Genetics* **1**, 277-283.
- Ruokonen, M., Kvist, L., Aarvak, T., Markkola, J., Morozov, V.V., Øien, I. J., Syroechkovsky Jr., E., Tolvanen, P. & Lumme, J. 2004. Population genetic structure and conservation of the lesser white-fronted goose *Anser erythropus*. *Conservation Genetics* **5**, 501-512.
- Ruokonen, M., Andersson, A.-C. & Tegelström, H. 2007. Using historical captive stocks in conservation. The case of the lesser white-fronted goose. *Conservation Genetics* **8**, 197-207.
- Ruokonen, M., Litvin, K. & Aarvak, T. 2008. Taxonomy of the bean goose-pink-footed goose. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **48**, 554-562.
- Räikkönen, J., Bignert, A., Mortensen, P. & Fernholm, B. 2006. Congenital defects in a highly inbred wild wolf population (*Canis lupus*). *Mammalian Biology* **71**, 65-73.
- Räikkönen, J., Vucetich, J.A., Peterson, R.O. & Nelson, M.P. 2009. Congenital bone deformities and the inbred wolves (*Canis lupus*) of Isle Royale. *Biological Conservation* **142**, 1-7.
- Räikkönen, J., Vucetich, J.A., Vucetich, L.M., Peterson, R.O. & Nelson, M.P. 2013. What the Inbred Scandinavian Wolf Population Tells Us about the Nature of Conservation. *PLoS ONE* **8**, 1-7.
- Rönkä, A., Kvist, L., Karvonen, J., Koivula, K., Pakanen, V.-M., Schamel, D. & Tracy, D. M. 2008. Population genetic structure in the Temminck's stint *Calidris temminckii*, with an emphasis on Fennoscandian populations. *Conservation genetics* **9**, 29-37.
- Rönkä, N., Kvist, L., Pakanen, V.-M., Rönkä, A., Degtyarev, V., Tomkovich, P., Tracy, D. & Koivula, K. 2011. Phylogeography of the Temminck's Stint (*Calidris temminckii*): historical vicariance but little present genetic structure in a regionally endangered Palearctic wader. *Diversity and Distributions* **18**, 1-13.
- Saarikivi, J., Knopp, T., Granroth, A. & Merilä, J. 2013. The role of golf courses in maintaining genetic connectivity between common frog (*Rana temporaria*) populations in an urban setting. *Conservation genetics* **14**, 1057-1064.
- Saccheri, I., Kuussaari, M., Kankare, M., Vikman, P., Fortelius, W. & Hanski, I. 1998. Inbreeding and extinction in a butterfly metapopulation. *Nature* **392**, 491-494.
- Saccheri, I.J. & Brakefield, P.M. 2002. Rapid spread of immigrant genomes into inbred populations. *The Royal Society London B* **269**, 1073-1078.
- Salemaa, H. 1978. Geographical variability in the colour polymorphism of *Idotea baltica* (Isopoda) in the northern Baltic. *Hereditas* **88**, 165-182.
- Salo, T. & Gustafsson, C. 2016. The Effect of Genetic Diversity on Ecosystem Functioning in Vegetated Coastal Ecosystems. *Ecosystems* **19**, 1429-1444.
- Salojärvi, J., Smolander, O.-P., Nieminen, K., Rajaraman, S., Safronov, O., Safdari, P., Lamminmäki, A., Immanen, J., Lan, T., Tanskanen, J., Rastas, P., Amiryousefi, A., Jayaprakash, B., Kammonen, J.I., Hagqvist, R., Eswaran, G., Ahonen, V.H., Serra, J.A., Asiegbu, F.O., de Dios Barajas-Lopez, J., Blande, D., Blokhina, O., Blomster, T., Broholm, S., Brosché, M., Cui, F., Dardick, C., Ehonen, S.E., Elomaa, P., Escamez, S., Fagerstedt, K.V., Fujii, H., Gauthier, A., Gollan, P.J., Halimaa, P., Heino, P.I., Himanen, K., Hollender, C., Kangasjärvi, S., Kauppinen, L., Kelleher, C.T., Kontunen-Soppela, S., Koskinen, J.P., Kovalchuk, A., Kärenlampi, S.O., Kärkönen, A.K., Lim, K.-J., Leppälä, J., Macpherson, L., Mikola, J.,

Mouhu, K., Mähönen, A.P., Niinemets, Ü., Oksanen, E., Overmyer, K., Palva, E.P., Pazouki, L., Pennanen, V., Puhakainen, T., Poczai, P., Possen, B.J.H.M., Punkkinen, M., Rahikainen, M.M., Rousi, M., Ruonala, R., van der Schoot, C., Shapiguzov, A., Sierla, M., Sipilä, T.P., Sutela, S., Teeri, T.H., Tervahauta, A.I., Vaattovaara, A., Vahala, J., Vetchinnikova, L., Welling, A., Wrzaczek, M., Xu, E., Paulin, L.G., Schulman, A.H., Lascoux, M., Albert, V.A., Auvinen, P., Helariutta, Y. & Kangasjärvi, J. 2017. Genome sequencing and population genomic analyses provide insights into the adaptive landscape of silver birch. *Nature Genetics* **49**, 904-912.

Salonen, K. 1997. *Suomen luonnon geneettinen monimuotoisuus. Valtakunnallinen hankekartoitus.* Suomen ympäristökeskus.

Sand, H., Wikenros, C., Wabakken, P. & Liberg, O. 2006. Cross-continental differences in patterns of predation: will naive moose in Scandinavia ever learn? *Proceedings of the Royal Society B* **273**, 1421-1427.

Scheffers, B.R., De Meester, L., Bridge, T.C.L., Hoffmann, A.A., Pandolfi, J.M., Corlett, R.T., Butchart, S.H.M., Kelly, P.P., Kovacs, K.M., Dudgeon, D., Pacifici, M., Rondinini, C., Foden, W.B., Martin, T.G., Mora, C., Bickford, D. & Watson, J.E.M. 2016. The broad footprint of climate change from genes to biomes to people. *Science* **354**, aaf7671.

Schlichting C.D. 1986. The evolution of phenotypic plasticity in plants. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **17**, 667-693.

Schmidt, J.I., Ver Hoef, J.M. & Bowyer, R.T. 2007. Antler size of Alaskan moose *Alces alces gigas*: effects of population density, hunter harvest and use of guides. *Wildlife Biology* **13**, 53-65.

Schoch, C.L., Seifert, K.A., Huhndorf, S., Robert, V., Spuge, J.L., Levesque, C.A., Chen, W. & Fungal Barcoding Consortium 2012. Nuclear ribosomal internal transcribed spacer (ITS) region as a universal DNA barcode marker for *Fungi*. *PNAS* **109**, 6241-6246.

Schrimpf, A., Schulz, H. K., Theissinger, K., Pârvulescu, L. & Schulz, R. 2011. The first large-scale genetic analysis of the vulnerable noble crayfish *Astacus astacus* reveals low haplotype diversity in central European populations. *Knowledge and management of aquatic ecosystems* **401**, 1-14.

Schwartz, M.K., Luikart, G. & Waples, R.S. 2006. Genetic monitoring as a promising tool for conservation and management. *TRENDS in Ecology and Evolution* **22**, 25-33.

Seehausen, O. 2004. Hybridization and adaptive radiation. *TRENDS in Ecology & Evolution* **19**, 198-207.

Selonen, V. & Hanski, I.K. 2004. Young flying squirrels (*Pteromys volans*) dispersing in fragmented forests. *Behavioral Ecology* **15**, 564-571.

Selonen, V. & Hanski, I.K. 2012. Dispersing Siberian flying squirrels (*Pteromys volans*) locate preferred habitats in fragmented landscapes. *Canadian Journal of Zoology* **90**, 885-892.

Selonen, V., Painter, J.N. & Hanski, I.K. 2005. Microsatellite variation in the Siberian flying squirrel in Finland. *Annales Zoologici Fennici* **42**, 505-511.

Selonen, V., Hanski, I.K. & Painter, J.N. 2010. Gene flow and natal dispersal in the Siberian flying squirrel based on direct and indirect data. *Conservation Genetics* **11**, 1257-1264.

Sgró, C.M., Lowe, A.J. & Hoffmann, A.A. 2010. Building evolutionary resilience for conserving biodiversity under climate change. *Evolutionary Applications* **4**, 326-337.

Shafer, A.B.A., Wolf, J.B.W., Alves, P.C., Bergström, L., Bruford, M.W., Brännström, I., Colling, G., Dalén, L., De Meester, L., Ekblom, R., Fawcett, K.D., Fior, S., Hajibabaei, M., Hill, J.A., Hoebel, A.R., Höglund, J., Jensen, E.L., Krause, J., Kristensen, T.N., Krützen, M., McKay, J.K., Norman, A.J., Ogden, R., Österling, E.M., Ouborg, N.J., Piccolo, J., Popović, D., Primmer, C.R., Reed, F.A., Roumet, M., Salmons, J., Schenekar, T., Schwartz, M.K., Segelbacher, G., Senn, H., Thaulow, J., Valtonen, M., Weale, A., Vergeer, P., Vijay, N., Vilà, C., Weissensteiner, M., Wennerström, L., Wheat, C.W. & Zielinski, P. 2015. Genomics and the challenging translation into conservation practice. *TRENDS in Ecology & Evolution* **30**, 78-87.

Shaffer, M.L. 1981. Minimum Population Sizes for Species Conservation. *BioScience* **31**, 131-134.

Sharpe, D.M.T. & Hendry, A.P. 2009. Life history change in commercially exploited fish stocks: an analysis of trends across studies. *Evolutionary Applications* **2**, 260-275.

- Shine, R. 2010. The ecological impact of invasive cane toads (*Bufo marinus*) in Australia. *The Quarterly Review of Biology*, 1-83.
- Sipilä, T. 2003. Conservation biology of Saimaa ringed seal (*Phoca hispida saimensis*) with reference to other European seal populations. Doctoral thesis, University of Helsinki.
- Sjöqvist, C.O. & Kremp, A. 2016. Genetic diversity affects ecological performance and stress response of marine diatom populations. *The ISME Journal* **10**, 1-12.
- Slatkin, M. 1987. Gene Flow and the Geographic Structure of Natural Populations. *Science* **236**, 787-792.
- Somero, G.N. 2012. The Physiology of Global Change: Linking Patterns to Mechanisms. *Annual Review of Marine Science* **4**, 39-61.
- Spielman, D. & Frankham, R. 1992. Modeling Problems in Conservation Genetics Using Captive *Drosophila* Populations: Improvement of Reproductive Fitness due to Immigration of One Individual Into Small Partially Inbred Populations. *Zoo Biology* **11**, 343-351.
- Spielman, D., Brook, B.W. & Frankham, R. 2004. Most species are not driven to extinction before genetic factors impact them. *PNAS* **101**, 15261-15264.
- Swatdipong, A., Vasemägi, A., Koskinen, M.T., Piironen, J. & Primmer, C.R. 2009. Unanticipated population structure of European grayling in its northern distribution: implications for conservation prioritization. *Frontiers in Zoology* **6**, 1-12.
- Swatdipong, A., Primmer, C.R. & Vasemägi, A. 2010a. Historical and recent genetic bottlenecks in European grayling, *Thymallus thymallus*. *Conservation Genetics* **11**, 279-292.
- Swatdipong, A., Vasemägi, A., Niva, T., Koljonen, M.-L. & Primmer, C.R. 2010b. High level of population genetic structuring in lake-run brown trout, *Salmo trutta*, of the Inari Basin, northern Finland. *Journal of Fish Biology* **77**, 2048-2071.
- Swatdipong, A., Vasemägi, A., Niva, T., Koljonen, M.-L. & Primmer, C.R. 2013. Genetic mixed-stock analysis of lake-run brown trout *Salmo trutta* fishery catches in the Inari Basin, northern Finland: implications for conservation and management. *Journal of fish biology* **83**, 598-617.
- Szulkin, M. & Sheldon, B.C. 2007. The Environmental Dependence of Inbreeding Depression in a Wild Bird Population. *PLoS ONE* **10**, 1-7.
- Säisä, M., Koljonen, M.-L. & Tähtinen, J. 2003. Genetic changes in Atlantic salmon stocks since historical times and the effective population size of a long-term captive breeding programme. *Conservation Genetics* **4**, 613-627.
- Säisä, M., Rönn, J., Aho, T., Björklund, M., Pasanen, P. & Koljonen, M.-L. 2008a. Genetic differentiation among European whitefish ecotypes based on microsatellite data. *Hereditas* **145**, 69-83.
- Säisä, M., Salminen, M., Koljonen, M.-L., Ruuhijärvi, J. & Hyvärinen, P. 2008b. Kuhakantojen geneettinen kartoitus: kuinka suuret ovat kuhakantojemme väliset perinnölliset erot? *Riista-kalatalous selvityksiä* **8/2008**, 1-19.
- Säisä, M., Salminen, M., Koljonen, M.-L. & Ruuhijärvi, J. 2010. Coastal and freshwater pikeperch (*Sander lucioperca*) populations differ genetically in the Baltic Sea basin. *Hereditas* **147**, 205-214.
- Taberlet, P., Fumagalli, L., Wust-Saucy, A.-G. & Cosson, J.-F. 1998. Comparative phylogeography and postglacial colonization routes in Europe. *Molecular Ecology* **7**, 453-464.
- Taberlet, P., Zimmermann, N.E., Englisch, T., Tribsch, A., Holderegger, R., Alvarez, N., Nikfield, H., Coldea, G., Mirek, Z., Moilanen, A., Ahlmer, W., Ajmone Marsan, P., Bona, E., Bovio, M., Choler, P., Cieślak, E., Colli, L., Cristea, V., Dalmas, J.-P., Frajman, B., Garraud, L., Gaudeul, M., Gielly, L., Gutermann, W., Jogan, N., Kagalo, A.A., Korbecka, G., Küpfer, P., Lequette, G., Letz, D.R., Manel, S., Mansion, G., Marhold, K., Martini, F., Negrini, R., Niño, F., Paun, O., Pellecchia, M., Perico, G., Piękoś-Mirkowa, H., Prosser, F., Puşcaş, M., Ronikier, M., Scheuerer, M., Schneeweis, G.M., Schönschwetter, P., Schrott-Ehrendorfer, L., Schüpfer, F., Selvaggi, A., Steinmann, K., Thiel-Egenter, C., van Loo, M., Winkler, M., Wohlgemuth, T., Wraber, R., Gugerli, F. & IntraBioDiv Consortium. 2016. Genetic diversity in widespread species is not congruent with species richness in alpine plant communities. *Ecology Letters* **15**, 1439-1448.



- Tallmon, D.A., Luikart, G. & Waples, R.S. 2004. The alluring simplicity and complex reality of genetic rescue. *TRENDS in Ecology and Evolution* **19**, 489-495.
- Tegelström, H., Ruokonen, M. & Löfgren, S. 2000. The genetic status of the captive Lesser White-fronted Geese used for breeding and reintroduction in Sweden and Finland. Teoksessa: Tolvanen, P., Øien, I.J. & Ruokolainen, K. (toim.) *Fennoscandian Lesser White-fronted Goose conservation project – Annual Report 2000*, ss. 37-39.
- Templeton, A.R. 1986. Coadaptation and outbreeding depression. Teoksessa: Soulé, M. (toim.) *Conservation Biology: The Science of Scarcity and Diversity*. Sinauer.
- Tero, N., Aspi, J., Siikamäki, P., Jäkäläniemi, A. & Tuomi, J. 2003. Genetic structure and gene flow in a metapopulation of an endangered plant species, *Silene tatarica*. *Molecular ecology* **12**, 2073-2085.
- Tero, N., Aspi, J., Siikamäki, P. & Jäkäläniemi, A. 2005. Local genetic population structure in an endangered plant species, *Silene tatarica* (Caryophyllaceae). *Heredity* **94**, 478-487.
- Thomas, C.D. & Lennon, J.J. 1999. Birds extend their ranges northwards. *Nature* **399**, 213.
- Thomas, C.D., Cameron, A., Green, R.E., Bakkenes, M., Beaumont, L.J., Collingham, Y.C., Erasmus, B.F.N., Ferreira de Siqueira, M., Grainger, A., Hannah, L., Hughes, L., Huntley, B., van Jaarsveld, A.S., Midgley, G.F., Miles, L., Ortega-Huerta, M.A., Peterson, A.T., Phillips, O.L. & Williams, S.E. 2004. Extinction risk from climate change. *Nature* **427**, 145-148.
- Thomas, M.A., Roemer, G.W., Donlan, C.J., Dickson, B.G., Matocq, M. & Malaney, J. 2013. Gene tweaking for conservation. *Nature* **501**, 485-486.
- Thuiller, W., Lavorel, S., Araújo, M.B., Sykes, M.T. & Prentice, I.C. 2005. Climate change threats to plant diversity in Europe. *PNAS* **102**, 8245-8250.
- Thuiller, W., Lavergne, S., Roquet, C., Boulangeat, I., Lafourcade, B. & Araujo, M.B. 2011. Consequences of climate change on the tree of life in Europe. *Nature* **470**, 531-534.
- Tiainen, J., Mikkola-Roos, M., Below, A., Jukarainen, A., Lehtikoinen, A., Lehtiniemi, T., Pessa, J., Rajasärkkä, A., Rintala, J., Sirkiä, P. & Valkama, J. 2016. *Suomen lintujen uhanalaisuus 2015 - The 2015 Red List of Finnish Bird Species*. Ympäristöministeriö & Suomen ympäristökeskus
- Tikkanen, M. & Oksanen, J. 2002. Late Weichselian and Holocene shore displacement history of the Baltic Sea in Finland. *Fennia* **180**, 9-20.
- Tirri, R., Lehtonen, J., Lemmetyinen, R., Pihakaski, S. & Portin P. 2001. *Biologian sanakirja*. Kolmas painos. Otava.
- Todesco, M., Pascual, M.A., Owens, G.L., Ostevik, K.L., Moyers, B.T., Hübner, S., Heredia, S.M., Hahn, M.A., Caseys, C., Bock, D.G. & Rieseberg, L.H. 2016. Hybridization and extinction. *Evolutionary Application* **9**, 892-908.
- Tollefsrud, M.M., Kissling, R., Gugerli, F., Johnsen, Ø., Skrøppa, T., Cheddadi, R., Van Der Knaap, W.O., Latałowa, M., Terhürne-Benson, R., Litt, T., Geburek, T., Brochmann, C. & Sperisen, C. 2008. Genetic consequences of glacial survival and postglacial colonization in Norway spruce: combined analysis of mitochondrial DNA and fossil pollen. *Molecular Ecology* **17**, 4134-4150.
- Traill, L.W., Bradshaw, C.J. & Brook, B.W. 2007. Minimum viable population size: A meta-analysis of 30 years of published estimates. *Biological conservation* **139**, 159-166.
- Trouwborst, A., Krofel, M. & Linnell, J.D.C. 2015. Legal implications of range expansions in a terrestrial carnivore: the case of the golden jackal (*Canis aureus*) in Europe. *Biodiversity and Conservation* **24**, 2593-2610.
- Uimaniemi, L., Orell, M., Kvist, L., Jokimäki, J. & Lumme, J. 2003. Genetic variation of the Siberian tit *Parus cinctus* populations at the regional level: a mitochondrial sequence analysis. *Ecography* **26**, 98-106.
- Uusi-Heikkilä, S., Whiteley, A., Kuparinen, A., Matsumura, S., Venturelli, P.A., Wolter, C., Slate, J., Primmer, C.R., Meinelt, T., Killen, S.S., Bierbach, D., Polverino, G., Ludwig, A. & Arlinghaus, R. 2015.

The evolutionary legacy of size-selective harvesting extends from genes to populations. *Evolutionary Applications* **8**, 597-620.

Uusi-Heikkilä, S., Sävillammi, T., Leder, E., Arlinghaus, R. & Primmer, C.R. 2017. Rapid, broad-scale gene expression evolution in experimentally harvested fish populations. *Molecular Ecology* **26**, 3954-3967.

Vakkari, P., Blom, A., Rusanen, M., Raisio, J. & Toivonen, H. 2006. Genetic variability of fragmented stands of pedunculate oak (*Quercus robur*) in Finland. *Genetica* **127**, 231-241.

Valtioneuvoston periaatepäätös Suomen luonnon monimuotoisuuden suojelun ja kestävän käytön strategiasta vuosiksi 2012-2020, Luonnon puolesta – ihmisen hyväksi, 1-23.

Valtonen, M., Palo, J.U., Ruokonen, M., Kunnasranta, M. & Nyman, T. 2012. Spatial and temporal variation in genetic diversity of an endangered freshwater seal. *Conservation Genetics* **13**, 1231-1245.

Valtonen, M., Palo, J.U., Aspi, J., Ruokonen, M., Kunnasranta, M. & Nyman, T. 2014. Causes and consequences of fine-scale population structure in a critically endangered freshwater seal. *BMC Ecology* **14**, 1-14.

Valtonen, M., Heino, M., Aspi, J., Buuri, H., Kokkonen, T., Kunnasranta, M., Palo, J.U. & Nyman, T. 2015. Genetic monitoring of a critically-endangered seal population based on field-collected placentas. *Annales Zoologici Fennici* **52**, 51-66.

Van de Walle, J., Pigeon, G., Zedrosser, A., Swenson, J.E. & Pelletier, F. 2018. Hunting regulation favors slow life histories in a large carnivore. *Nature Communications* **9**, 1-10.

van Wijk, S.J., Taylor, M.I., Creer, S., Dreyer, C., Rodrigues, F.M., Ramnarine, I. W., van Oosterhout, C. & Carvalho, G.R. 2013. Experimental harvesting of fish populations drives genetically based shifts in body size and maturation. *Frontiers in Ecology and the Environment* **11**, 181-187.

Vellend, M., Harmon, L.J., Lockwood, J.L., Mayfield, M.M., Hughes, A.R., Wares, J.P. & Sax, D.F. 2007. Effects of exotic species on evolutionary diversification. *TRENDS in Ecology and Evolution* **22**, 481-488.

Vilà, C., Sundqvist, A.-K., Flagstad, Ø., Seddon, J., Björnerfeldt, S., Kojola, I., Casulli, A., Sand, H., Wabakken, P. & Ellegren, H. 2003. Rescue of a severely bottlenecked wolf (*Canis lupus*) population by a single immigrant. *Proceedings of the Royal Society of London B* **270**, 91-97.

Visser, M.E. 2008. Keeping up with a warming world; assessing the rate of adaptation to climate change. *Proceedings of the Royal Society of London B* **275**, 649-659.

Vitikainen, E. 2010. Causes and consequences of inbreeding in the ant *Formica exsecta*. Doctoral thesis, University of Helsinki.

von Holdt, B.M., Cahill, J.A., Fan, Z., Gronau, I., Robinson, J., Pollinger, J.P., Shapiro, B., Wall, J. & Wayne, R.K. 2016. Whole-genome sequence analysis shows that two endemic species of North American wolf are admixtures of the coyote and gray wolf. *Science Advances* **2**, e1501714.

Vranckx, G., Jacquemyn, H., Muys, B. & Honnay, O. 2012. Meta-Analysis of Susceptibility of Woody Plants to Loss of Genetic Diversity through Habitat Fragmentation. *Conservation Biology* **26**, 228-237.

Vähä, J.-P., Erkinaro, J., Niemelä, E. & Primmer, C.R. 2008. Temporally stable genetic structure and low migration in an Atlantic salmon population complex: implications for conservation and management. *Evolutionary Applications* **1**, 137-154.

Väinölä, R. & Johannesson, K. 2017. Genetic diversity and evolution. Teoksessa: Snoeijs, P., Schubert, H. & Radziejewska, T. (toim.). *Biological Oceanography of the Baltic Sea*. Springer, 233-253.

Väinölä, R., Mäkinen, H. & Katajisto, P. 2001. *Fennoskandian metsäpeuran populaatiogenetiikka: DNA-tuntomerkit rotupuhtauden tutkimuksessa*. Metsäpeuran perimäselvitys –projektin loppuraportti. Helsingin yliopisto, Luonnontieteellinen keskusmuseo.

Välilä, S.J., Knott, K.E., Ieshko, E.P., Veselov, A.E. & Taskinen, J.K. 2017. Variation in the COI Gene of the Freshwater Pearl Mussel *Margaritifera margaritifera* from River Vuokkijoki. *Biology Bulletin* **44**, 92-98.

- Wallace, A.R. 1858. On the tendency of species to form varieties; and on the perpetuation of varieties and species by natural means of selection. III. On the tendency of varieties to depart indefinitely from the original type. *Journal of the Proceedings of the Linnean Society London* **3**, 53–62.
- Walker, C.W., Vilà, C., Landa, A., Lindén, M. & Ellegren, H. 2001. Genetic variation and population structure in Scandinavian wolverine (*Gulo gulo*) populations. *Molecular Ecology* **10**, 53–63.
- Walther, G.-R., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T.J.C., Fromentin, J.-M., Hoegh-Guldberg, O. & Bairlein, F. 2002. Ecological responses to recent climate change. *Nature* **416**, 389–394.
- Walther, G.-R., Roques, A., Hulme, P.E., Sykes, M.T., Pyšek, P., Kühn, I. & Zobel, M. 2009. Alien species in a warmer world: risks and opportunities. *TRENDS in Ecology and Evolution* **24**, 686–693.
- Wayne, R.K. & Shaffer, B. 2016. Hybridization and endangered species protection in the molecular era. *Molecular Ecology* **25**, 2680–2689.
- Weeks, A.R., Sgro, C.M., Young, A.G., Frankham, R., Mitchell, N.J., Miller, K.A., Byrne, M., Coates, D.J., Eldridge, M.D.B., Sunnucks, P., Breed, M.F., James, E.A. & Hoffmann, A.A. 2011. Assessing the benefits and risks of translocations in changing environments: a genetic perspective. *Evolutionary Applications* **4**, 709–725.
- Wermundsen, T. 2011. Lepakoiden talvehtimis- ja saalistuselinympäristöt – suosituksia maankäytön suunnitteluun. *Metsätieteen aikakauskirja* **3**, 244–247.
- Westemeier, R.L., Brawn, J.D., Simpson, S.A., Esker, T.L., Jansen, R.W., Walk, J.W., Kershner, E.L., Bouzat, J.L. & Paige, K.N. 1998. Tracking the Long-Term Decline and Recovery of an Isolated Population. *Science* **282**, 1695–1698.
- Whiteley, A.R., Fitzpatrick, S.W., Funk, W.C. & Tallmon, D.A. 2015. Genetic rescue to the rescue. *TRENDS in Ecology and Evolution* **30**, 42–49.
- Whitham, T.G., Young, W.P., Martinsen, G.D., Gehring, C.A., Schweitzer, J.A., Shuster, S.M., Wimp, G.M., Fischer, D.G., Bailey, J.K., Lindroth, R.L., Woolbright, S. & Kuske, C.R. 2003. Community and ecosystem genetics: a consequence of the extended phenotype. *Ecology* **84**, 559–573.
- Whitham, T.G., Bailey, J.K., Schweitzer, J.A., Shuster, S.M., Bangert, R.K., LeRoy, C.J., Lonsdorf, E.V., Allan, G.J., DiFazio, S.P., Potts, B.M., Fischer, D.G., Gehring, C.A., Lindroth, R.L., Marks, J.C., Hart, S.C., Wimp, C.M. & Wooley, S.C. 2006. A framework for community and ecosystem genetics: from genes to ecosystems. *Nature Reviews Genetics* **7**, 510–523.
- Whitlock, M.C. 2000. Fixation of new alleles and the extinction of small populations: drift load, beneficial alleles, and sexual selection. *Evolution* **54**, 1855–1861.
- Whitlock, M.C., Ingvarsson, P.K. & Hatfield, T. 2000. Local drift load and the heterosis of interconnected populations. *Heredity* **84**, 452–457.
- Whitlock, M.C., Griswold, C.K. & Peters, A.D. 2003. Compensating for the meltdown: The critical effective size of a population with deleterious and compensatory mutations. *Annales Zoologici Fennici* **40**, 169–183.
- Whitlock, R., Stewart, G.B., Goodman, S.J., Piertney, S.B., Butlin, R.K., Pullin, A.S. & Burke, T. 2013. A systematic review of phenotypic responses to between-population outbreeding. *Environmental Evidence* **2**, 1–21.
- Willi, Y., Van Buskirk, J. & Hoffmann, A.A. 2006. Limits to the Adaptive Potential of Small Populations. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **37**, 433–458.
- Willi, Y., van Kleunen, M., Dietrich, S. & Fischer, M. 2007. Genetic rescue persists beyond first-generation outbreeding in small populations of a rare plant. *Proceedings of the Royal Society of London B* **274**, 2357–2364.
- Williams, S.E. & Hoffman, E.A. 2009. Minimizing genetic adaptation in captive breeding programs: A review. *Biological Conservation* **142**, 2388–2400.
- Williams, S.E., Shoo, L.P., Isaac, J.L., Hoffmann, A.A. & Langham, G. 2008. Towards an Integrated Framework for Assessing the Vulnerability of Species to Climate Change. *PLoS Biology* **6**, 2621–2626.



- Witzenberger, K.A. & Hochkirch, A. 2011. *Ex situ* conservation genetics: a review of molecular studies on the genetic consequences of captive breeding programmes for endangered animal species. *Biodiversity and Conservation* **20**, 1843-1861.
- Wright, S. 1922. Coefficients of inbreeding and relationship. *The American Naturalist* **56**, 330-338.
- Wright, S. 1931. Evolution in Mendelian populations. *Genetics* **16**, 97-159.
- Young, A., Boyle, T. & Brown, T. 1996. The population genetic consequences of habitat fragmentation for plants. *TRENDS in Ecology & Evolution* **11**, 413-418.
- Zoratti, L., Palmieri, L., Jaakola, L. & Häggman, H. 2015. Genetic diversity and population structure of an important wild berry crop. *AOB Plants* **7**, 1-10.
- Åkesson, M., Liberg, O., Sand, H., Wabakken, P., Bensch, S. & Flagstad, Ø. 2016. Genetic rescue in a severely inbred wolf population. *Molecular Ecology* **25**, 4745-4756.